

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PHÉNOLOGIE DE L'ÉPINETTE NOIRE DANS LE HAUT BORÉAL : UN PATRON DE  
LA CROISSANCE INTRA-ANNUELLE PRIMAIRE ET SECONDAIRE EN RELATION  
AVEC LA TEMPÉRATURE DE L'AIR JOURNALIÈRE

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
JULIE LEMIEUX

JANVIER 2010

# UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

Service des bibliothèques

## Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement n°8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire présente les résultats issus d'une étude menée dans le cadre de ma maîtrise en biologie qui a débuté en avril 2006. Les résultats sont présentés sous la forme d'un article scientifique. Une introduction générale précède l'article et dresse un état des connaissances générales des concepts fondamentaux de la phénologie et des changements climatiques ainsi que la problématique liée à cette étude. Une conclusion générale suit l'article. Celle-ci établit les liens entre les différents objectifs mentionnés dans l'introduction générale et regroupe les conclusions de l'article scientifique. Les deuxième et troisième auteurs de l'article scientifique sont le Dr Frank Berninger et le Dr Yves Bégin.

Ce travail a été réalisé avec l'appui financier du CRSNG, d'Hydro Québec, du Centre d'Études Nordiques et du programme canadien de l'Année Polaire Internationale. Je remercie mon directeur de recherche, le professeur Frank Berninger pour m'avoir permise de faire cette recherche et de m'avoir aidée tout au long du parcours. Son soutien a été pour moi indispensable. Je remercie également mon co-directeur le professeur Yves Bégin (INRS-ÉTÉ) pour sa contribution à ce projet et pour ses précieux conseils. Merci également à Sanna Susiluoto pour m'avoir guidée sur le terrain et à mon aide de terrain Anna Cizek qui a bravé les moustiques avec moi. Un autre merci à Annie Savoie pour avoir aussi bravé la caméra et avoir pris les photos des cellules. Merci à Lihong Zhai pour m'avoir appris à mettre en lamelle les micro-carottes. Merci également aux membres de mon laboratoire. Merci à Amélie Lemieux, traductrice pigiste à l'université McGill pour la révision de l'article en anglais et un dernier merci à Jacline Fréchette pour son support technique. À vous tous, votre collaboration et vos encouragements m'ont beaucoup aidée.

# TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX .....	vi
RÉSUMÉ.....	ix
INTRODUCTION.....	1
ÉTAT DES CONNAISSANCES .....	1
<i>Impact des changements climatiques sur la croissance et la santé des forêts .....</i>	1
<i>Mise en évidence du lien entre le climat et la phénologie.....</i>	3
<i>Influence de la température sur la photosynthèse.....</i>	4
<i>Les températures et l'accessibilité de l'eau et des nutriments .....</i>	5
<i>Influence de la température de l'air sur le débourrement des bourgeons et l'élongation des branches .....</i>	6
<i>Les facteurs pouvant influencer la croissance radiale des arbres.....</i>	7
<i>L'analyse cellulaire .....</i>	9
CHAPITRE I.....	16
SITE EFFECTS ON INTRA-ANNUAL GROWTH OF BLACK SPRUCE IN A NORTHERN BOREAL FOREST .....	16
1. RÉSUMÉ.....	17
2. ABSTRACT .....	18
3. INTRODUCTION .....	19
4. MATERIAL AND METHODS.....	20
4.1. <i>Location of the study sites and experiment setting .....</i>	20
4.2. <i>Tree-growth measurement.....</i>	22
4.3. <i>Statistics .....</i>	24

5. RESULTS.....	25
5.1. <i>The temperature in all sites</i> .....	26
5.2. <i>The bud break</i> .....	26
5.3. <i>Elongation of the shoots</i> .....	29
5.4. <i>Dendrometers</i> .....	30
6. DISCUSSION.....	33
6.1. <i>Differences between sites</i> .....	33
6.2. <i>Overlapping of the phenological events</i> .....	33
6.3. <i>Bud Burst</i> .....	34
6.4. <i>Shoot elongation</i> .....	35
6.5. <i>Radial Growth</i> .....	35
7. CONCLUSION.....	37
8. ACKNOWLEDGEMENTS.....	38
9. REFERENCES.....	38
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>43</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>47</b>
<b>ANNEXE 1.....</b>	<b>51</b>
<b>Débourrement des bourgeons : résultats des régressions logistiques.....</b>	<b>51</b>
<b>ANNEXE 2.....</b>	<b>59</b>
<b>Élongation de la tige: paramètres de l'équation de Gompertz.....</b>	<b>59</b>
<b>ANNEXE 3.....</b>	<b>66</b>
<b>Dendrologie, anova des paramètres de la fonction de Gompertz.....</b>	<b>66</b>
<b>ANNEXE 4.....</b>	<b>73</b>
<b>Dates correspondantes à la somme de température.....</b>	<b>73</b>

## LISTE DES FIGURES

Figure 1	Station SILA 1.....	12
Figure 2	Station SILA 2 :.....	13
Figure 3	Station SILA 3 :.....	14
Figure 4	Station SILA 4 :.....	15
Figure 5	Progression of the bud burst from stage 0 to 6 in relation with the degrees day (dd) for Sila 1 (a), Sila 2 (b), Sila 3 (c) and Sila 4 (d) starting middle May (dd = 100) to the and of June (dd = 400) 2006 .....	27
Figure 6	Graphics for the site Sila 1 a) and 4 b) showing the probability ( in %) to see the bud's stage at a precise SumT.....	28
Figure 7	Graphic of the Gompertz function fit for the elongation on Sila1 a) Sila 2 b), Sila3 c) and Sila4, d). Axe x is the sumT (dd) from the end of June to the end of august 2006. Axe y is the elongation in centimeters.....	29
Figure 8	Gompertz functions for sites Sila1 a) Sila2 b), Sila3 and Sila4. The data of the dendrometer is plotted with the sumT (in degree day dd) from April 1st to October 10th, 2006. The arrows are pointing the steps observed in the radial growth.....	31
Figure 9	Relation between the radial growth, the episode of rain and the number of cell form for each site Sila from May 1 to August 31 2006 .....	32
Figure 10	The beginning and ending of the bud burst, the elongation and the radial growth from May first 2006 (1/5) to August first 2006 (1/8) for the site Sila 1 and 4 with the sumT in degrees day (dd) for each of the begging and ending .....	37
Figure A	Anova pour le paramètre A (élongation maximale) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	60
Figure B	Anova pour le paramètre B (Taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	62

Figure C	Graphique de l'Anova pour le paramètre C (Température où le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	64
Figure D	Graphique de l'analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenu suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	67
Figure E	Graphique de l'analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	69
Figure F	Graphique de l'Anova pour le paramètre C (Température où le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	71

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1	Stages of the bud development according to Numainville and Despots (2004).....	24
Tableau A.	Prediction success table for the site Sila 1. Variables are the stage of the buds break in relation with the sumT during May to June 2006. ....	51
Tableau B.	Logistic regression model: prediction success table for the site Sila 2 .....	53
Tableau C.	Logistic regression model: prediction success table for the site Sila 3 .....	55
Tableau D.	Model prediction success table for the site Sila 4 .....	57
Tableau E.	Analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	59
Tableau F.	Résultats pour l'Anova du paramètre A (élongation maximale) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences .....	61
Tableau G.	Analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	62
Tableau H.	Résultats pour l'Anova du paramètre B (Taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences .....	63
Tableau I.	Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Analyse de Variance.....	64
Tableau J.	Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences .....	65
Tableau K.	Tableau 1 : Analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz .....	66
Tableau L.	Analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences .....	68

Tableau M.	Analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz.....	69
Tableau N.	Analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences .....	70
Tableau O.	Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Analyse de Variance.....	71
Tableau P.	Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences .....	72

## RÉSUMÉ

Par définition, la phénologie végétale est l'étude de l'apparition d'événements annuels, cycliques et périodiques dans la croissance déterminée par les variations saisonnières du climat (exemple : débourrement des bourgeons, fructification, etc.). La phénologie constitue par le fait même un outil important dans l'étude des changements climatiques. Mieux comprendre comment la température de l'air influence directement le développement de l'arbre au jour le jour et durant une saison de croissance peut nous aider à anticiper les impacts des changements climatiques. Cette étude tente d'approfondir les connaissances actuelles restreintes sur la relation entre la température de l'air et la phénologie de l'épinette noire. L'objectif principal de la recherche est d'obtenir un patron de la phénologie de croissance intra-annuelle en relation avec les températures de l'air.

Cette recherche se déroule près de la localité de Radisson dans la municipalité de la Baie James (53° 42' 24''N, 77° 45' 03''W). Ce site a été choisi en raison de la présence d'un dispositif expérimental qui offre la possibilité d'isoler les différents facteurs qui influencent la croissance de l'épinette noire (*Picea mariana* Mill. BSP). Il s'agit d'un site du réseau Sila (*climat en inuktitut*) installé par le Centre d'études nordiques (Université Laval, UQAR et INRS). Le réseau Sila est un réseau de télémétrie environnemental qui a été construit pour alimenter des recherches en données sur l'environnement. Il comprend 75 stations automatisées réparties sur 4500 km de latitude entre la vallée du St-Laurent près de Québec jusqu'à l'île Ward Hunt à l'extrémité septentrionale du Canada. Le site SILA de Radisson comprend quatre stations voisines; trois stations sont situées en tourbière et présentent des températures plus froides que la quatrième qui est en milieu sec de type pessière à lichen (différence de 1 à 2 C°).

La croissance de l'épinette noire sera étudiée en deux volets:

- La croissance primaire soit le débourrement des bourgeons et l'élongation des tiges;
- La croissance secondaire soit la croissance radiale.

Chaque étape de la phénologie est d'abord étudiée séparément puis mise en relation entre elles. Par la suite, la phénologie sera comparée entre les sites Sila.

Les résultats montrent que la phénologie est reliée à la température de l'air. Les températures plus chaudes du site 4 par rapport aux autres sites ont entraîné un débourrement précoce, une élongation plus grande et une croissance radiale plus forte et plus longue. Pour tous les sites, lors de journées pluvieuses la croissance radiale est favorisée et la croissance des branches est ralentie. Le contraire s'applique lors de journées chaudes et ensoleillées. Pour l'élongation des tiges, le taux de croissance des arbres entre les sites ne présente pas de différence significative. Cependant, la température à laquelle le taux de croissance maximum est atteint est plus élevée sur le site 4 que sur les autres sites.

Mots clés: croissance intra annuelle, débourrement, croissance radiale, températures journalières, changements climatiques

# INTRODUCTION

## ÉTAT DES CONNAISSANCES

### **Impact des changements climatiques sur la croissance et la santé des forêts**

Notre planète entre dans une phase de changements climatiques majeurs sous l'influence des activités humaines. Dans le nord du Québec, la tendance des températures moyennes annuelles est de +2.9°C pour la période de 1922 à 2004 (Bourque et al., 2007-2008). D'autres études sont un peu plus conservatrices et prédisent une augmentation de 1°C d'ici les vingt prochaines années (au moment où l'étude est parue) avec un impact sur les régions nordiques plus prononcé (Bernier 2004). Dans la revue de littérature de Bernier (2004), si la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique augmente du double comparé à la période préindustrielle, la température estivale et hivernale pourrait augmenter de 3 à 5°C pour le Canada en général avec encore ici un patron d'augmentation plus prononcé pour les régions nordiques.

Ce phénomène est planétaire. Des études en Europe ont montré qu'une augmentation de la température de 1°C provoquait un avancement du début de la saison de croissance pouvant aller jusqu'à sept jours chez certaines espèces végétales (Chmielewski et al., 2001). La température de l'air influence celle du sol ainsi que le moment de son dégel. Repo et al.,(2007) ont montré qu'un sol gelé retarde le débourrement des bourgeons de trois jours et décale le début de la croissance radiale et ce, jusqu'à l'atteinte d'une épaisseur de la couche active du sol minimal dégelé.

De façon générale, le climat est le facteur ayant le plus d'impact sur les forêts. Il influence la distribution et contrôle la croissance ainsi que la productivité des forêts (Lechowicz 2002; Hofgaard et al., 1999 ; Kramer et al., 2000). Selon Lechowicz (2001) les changements

climatiques vont influencer les forêts de plusieurs façons. Dans le cas où les arbres, de toutes espèces, ne migrent pas, ils devront s'adapter aux nouvelles conditions climatiques qui prévaudront dans leur environnement. Par contre on doit aussi s'attendre à une migration des espèces vers des territoires où elles retrouvent les mêmes conditions de croissance que celles actuelles. Ce phénomène est déjà observé près de la limite nordique des arbres qui est repoussée plus au nord sous un régime de températures plus clémentes (Grace et al., 2002; Körner 1998). Toutefois, sur ce sujet les opinions divergent. Payette (2007) a montré que seule la limite nordique des arbres des zones côtières du Québec migre vers le nord. À l'intérieur des terres du Labrador, cette limite nordique aurait régressé de 15m. Néanmoins, ce phénomène ne semble pas être directement lié au réchauffement climatique mais plus à un effet du vent et une progression plus au nord des pandémies d'insectes (Payette 2007).

Il est probable que les assemblages d'espèces végétales puissent être modifiés au sein des forêts si les conditions climatiques sont changées. La distribution des espèces d'arbres suit un principe d'exclusion compétitive (Bernier 2004, Lechowicz 2001). De façon générale, les espèces dominantes possèdent un avantage compétitif sur les autres. Cet avantage vient le plus souvent d'une meilleure adaptation aux conditions de croissance du milieu. Les changements climatiques modifient ces conditions, désavantagent les espèces qui étaient auparavant dominantes et favorisent d'autres espèces qui prennent alors le dessus et dominant à leur tour. Il s'en suit donc un changement dans la composition forestière. Cette évolution peut également se faire par l'arrivée de nouvelles espèces provenant du sud ainsi que par la disparition d'autres espèces qui, par manque d'adaptation ou par compétition, viennent à disparaître.

À l'échelle des populations, la croissance et le pouvoir d'adaptation actuel des arbres semblent être affectés par les changements des conditions dans leur environnement immédiat. En modifiant ces paramètres, la croissance ne peut en être qu'affectée.

### **Mise en évidence du lien entre le climat et la phénologie**

Les arbres utilisent des indices photopériodiques et climatiques afin de détecter les changements de saison. Cette aptitude est très importante pour l'arbre afin de ne pas débousser une journée d'hiver plus chaude que la normale ou entrer en dormance en plein milieu de l'été. Le rythme de croissance des plantes n'est pas uniforme dans le temps. Les plantes peuvent ralentir, voir même arrêter leur croissance lorsque les conditions sont défavorables, ce qui leur permet de survivre jusqu'au retour de meilleures conditions (Raven 2000).

La photopériode, en synergie avec les conditions climatiques, contrôle le début de la croissance. Une fois la croissance amorcée, seules les conditions climatiques vont contrôler le développement ultérieur des organes. Des événements climatiques plus perturbateurs tels qu'une pluie verglaçante, des précipitations faibles, etc. qui surviennent durant la saison de croissance déterminent la réussite ou l'échec des organismes végétaux et animaux au sein de l'écosystème (Lechowicz 2001).

La photopériode, qui est un indice régulier dans le temps, contrôle en partie la phénologie des arbres. Elle marque le début et la fin de la croissance en réglant la quantité seuil d'énergie lumineuse nécessaire pour la photosynthèse dans des longueurs d'ondes données. Toutefois, la photopériode n'est pas reliée à la température et donc n'est pas un gage que les conditions de croissance propices le soient. Les organismes vont donc utiliser la température et/ou le régime hydrique pour « estimer » la progression de la saison (Lechowicz 2001). Une fois le seuil photosynthétique atteint, la phénologie de l'arbre tombe sous le contrôle de la température. Cette dernière influence le début de la saison de croissance, sa durée, la résistance au gel des bourgeons, l'intensité de la croissance, la compétition entre les espèces pour la lumière et plusieurs autres facteurs (Kramer et al., 2000, Lechowicz 2001).

## **Influence de la température sur la photosynthèse**

Le processus fondamental à l'origine de la croissance des arbres est la photosynthèse. La concentration en CO<sub>2</sub> de l'air, malgré son augmentation durant les dernières décennies, n'influence pas encore la photosynthèse. Les facteurs majeurs qui la limitent sont la longueur de la saison de croissance, la fréquence des gels sévères, la température, la disponibilité en eau (Strand et al., 2002) et la valeur nutritive du milieu. Un milieu trop pauvre peut ralentir la croissance de la plante et voir même modifier la structure des chloroplastes. La dynamique de la capacité photosynthétique saisonnière peut être définie comme étant une réponse lente aux températures ambiantes avec un délai de réponse (Kolari et al., 2007). Plusieurs recherches montrent que le taux de photosynthèse diminue drastiquement suite à une période froide et/ou lorsque des gels nocturnes surviennent (Mäkelä et al., 2004; Kolari et al., 2007). L'effet du gel nocturne ne sera perceptible que le jour suivant où le taux de photosynthèse sera affecté à la baisse. Si le gel est plus sévère ou perdure, la photosynthèse pourrait être affectée durant plusieurs jours suivant cette période de gel. Par la suite, le temps que prendra l'arbre pour retrouver un taux de photosynthèse « normal » varie selon les espèces d'arbres, mais toutes sont affectées par l'intensité du gel et l'endurcissement des aiguilles au froid (Gaumont-Guay et al., 2003). La température optimale pour la photosynthèse est de 20<sup>0</sup>C, le taux de photosynthèse diminue légèrement à 10<sup>0</sup>C et celle-ci est encore active à 5<sup>0</sup>C. C'est lorsque la température descend sous 0<sup>0</sup>C que la photosynthèse cesse et ce, pour plusieurs jours consécutifs (Grace et al., 2002).

À l'approche de l'hiver, il y a une diminution de la température et de la photopériode provoquant l'inhibition de la photosynthèse. En effet, les températures froides à l'approche de l'hiver provoquent la fermeture des stomates entraînant l'arrêt de la photosynthèse (Raven 2000). Ce n'est qu'au printemps suivant que les stomates s'ouvriront de nouveau permettant le rétablissement des réactions photochimiques et enzymatiques (Strand et al., 2002).

En présence d'un printemps hâtif et d'un dégel du sol avancés, la photosynthèse reprendra plus tôt dans les aiguilles déjà présentes. Cet avantage permet une production annuelle plus élevée de carbohydrates (Grace et al., 2002). Pour Körner (1998) la croissance des arbres en milieu subarctique ne serait pas limitée par la photosynthèse. En effet, les faibles températures de l'air affectent davantage les processus biosynthétiques (assimilation du glucose produit par la photosynthèse) que la photosynthèse elle-même. Elles produisent plus qu'elles ne peuvent assimiler. Le surplus de production de carbohydrates ne pouvant pas être biosynthétisé est stocké à l'intérieur de la plante elle-même. De ce fait, l'arbre se trouve rarement en déficit de carbohydrates même lorsque leur production est ralentie ou arrêtée. Ce qui laisse croire que ce n'est pas le taux de synthèse du glucose, mais le taux de son utilisation qui est limitant (Grace et al., 2002).

### **Les températures et l'accessibilité de l'eau et des nutriments**

Si la température de l'air est près du point de congélation, la température du sol sera également froide, le sol restera gelé. Au niveau du sol, des températures basses augmentent la viscosité de l'eau et diminuent la perméabilité des racines, empêchant le mouvement de l'eau du sol aux racines. La croissance des racines dans un sol à basse température va être diminuée car l'eau est nécessaire pour la croissance et elle devient ainsi limitative. De plus, si la température continue de descendre jusqu'au point de congélation, l'eau qui se retrouve alors sous forme solide ne peut plus pénétrer dans les racines. S'en suivra une diminution de la concentration en eau dans les aiguilles qui va se manifester par un potentiel hydrique diminué à l'intérieur du xylème (Strand et al., 2002).

Lorsque la température de l'air passe au-dessus de  $-1^{\circ}\text{C}$  et que la couche de neige commence à fondre, l'eau ainsi produite par la fonte de la neige s'infiltré dans le sol. Ce faisant, la température du sol monte au-dessus de  $0^{\circ}\text{C}$ . Le sol passe d'un état où il perd très peu de carbone à un autre où il en gagne beaucoup, et ce, en quelques jours seulement (Jarvis et al.,

2000). Ces changements s'opérant, la disponibilité des nutriments augmente, car ils peuvent passer dans les racines grâce à l'eau permettant la reprise de la croissance. Un printemps précoce avec des températures plus clémentes induit le dégel du sol plus tôt permettant à l'arbre d'avoir accès plus tôt à l'eau et aux nutriments (Jarvis et al., 2000).

De plus, la température du sol joue un rôle dans la décomposition et la minéralisation des nutriments (Jarvis et al., 2000). Une élévation de la température du sol amplifie la vitesse de décomposition de la matière organique augmentant par le fait même la concentration de ces derniers dans le sol (Jarvis et al., 2000).

### **Influence de la température de l'air sur le débourrement des bourgeons et l'élongation des branches**

Dans la forêt boréale du sud, bien que les températures de l'air des mois de février et avril jouent un rôle dans le début de la saison de croissance, l'amorce de la croissance est principalement influencée par les températures de l'air du mois de mars. Selon les différents scénarios de changements climatiques rendus publics par ORANOS (consortium sur la climatologie régionale et l'adaptation aux changements climatiques), le printemps arrive plus tôt et l'hiver survient plus tard qu'auparavant. De ce fait, la fenêtre de temps où les bourgeons sont exposés à des gels ponctuels s'agrandit. Il y a donc une augmentation des risques de dommage aux bourgeons dus aux gels hâtifs et tardifs. De plus, la fréquence des périodes de dégel hivernal augmenterait (Pukacki 2005). Ce dégel cause des dommages aux pousses et aggrave le dépérissement des arbres. De plus, les températures plus chaudes que la normale durant ces périodes peuvent même aller jusqu'à provoquer un débourrement hâtif des bourgeons le condamnant à une mort certaine lorsque la température repassera sous zéro (Chmielewski 2001). Au nord, le débournement des bourgeons ne commence pas avant la fin du mois de mai mais le même phénomène de gels tardifs est possible. La photopériode donne le signal aux arbres que la belle saison est de retour mais ce sont les facteurs climatiques tels

que la température de l'air qui programme le début de la saison de croissance, son intensité et sa fin. En étudiant plus en détail le rôle de ces conditions climatiques, il est possible de prévoir de façon assez précise le début des différents événements phénologiques (Lechowicz 2001).

Pour que le débourrement des bourgeons ait lieu, il est obligatoire que ces derniers subissent une période de dormance avec des températures sous zéro durant un certain temps (Raven 2000; Linkosalo 2000; Chuine et al., 1999). Le débourrement des bourgeons débute vers le milieu de mai ou le début de juin, pour les régions du Haut-Boréal, lorsqu'un seuil de température minimum va être atteint. (Hannerz 1999). Une fois sortis de leur dormance et le débourrement entamé, les bourgeons deviennent sensibles au froid et encore plus au gel. Comme expliqué précédemment, les gels tardifs qui peuvent survenir durant cette période critique causent des dommages aux bourgeons allant jusqu'à tuer ces derniers (Pukacki 2005 ; Hannerz 1999). Plus il y aura d'évènements de gels durant cette période critique, moins l'arbre aura de chance de faire une bonne croissance l'été suivant. Il perdra beaucoup de bourgeons et donc moins de feuilles ou d'aiguilles pousseront réduisant par le fait même la capacité photosynthétique de l'arbre.

Une augmentation des températures dans une optique de changement climatique, peut augmenter la mortalité des bourgeons. En effet, lorsque le printemps arrive plus tôt, les bourgeons ont la possibilité d'entamer leur débourrement plus tôt. Cependant, si le printemps arrive plus tôt, le nombre de gels tardifs augmente. Les bourgeons sont donc exposés à plus de gels et le risque de mortalité s'accroît (Hänninen et al., 2006).

### **Les facteurs pouvant influencer la croissance radiale des arbres**

Les principaux facteurs qui influencent la croissance radiale des arbres sont la température de l'air, le régime des précipitations (Hofgaard et al., 1999; Jarvis et al., 2000; Deslauriers et al.,

1999), ainsi que la disponibilité des nutriments (Jarvis et al., 2000). De plus, Heinrichs et al., (2007) ajoutent que la lumière et la photopériode ont un rôle critique dans la production du xylème. Durant la saison de croissance, différents facteurs jouent un rôle plus ou moins important au fur et à mesure que la saison avance. Au début de la saison de croissance, les arbres sont plus sensibles à la température de l'air qu'à la fin de la saison (Heinrichs et al., 2007). Les précipitations y jouent également un rôle moins important. Plus la saison de croissance avance, moins les températures de l'air ont d'influence et plus les précipitations contrôlent la croissance de l'arbre. Fait intéressant, la prédominance des facteurs de contrôle de la croissance change selon les parties de l'arbre. Par exemple, le développement des aiguilles et la croissance des branches sont toujours plus influencés par la température que par les précipitations. Il en va à l'inverse pour la croissance radiale (Deslauriers 2003; Hofgaard et al., 1999). De plus, si comme les scénarios de OURANOS le prévoit, durant une année de croissance les températures sont plus chaudes que la normale accompagnées d'une diminution des précipitations annuelles, il en résulterait un sol plus sec. Ces nouvelles conditions causeraient une diminution de la croissance radiale de l'épinette (Hofgaard et al., 1999). En résumé, un printemps chaud et des précipitations faibles sont les deux facteurs qui influencent le plus la croissance radiale des épinettes.

La croissance radiale est aussi déterminée par la durée de la saison de croissance. De ce fait, la date du dégel de la neige et celle de dégel du sol sont importantes dans l'initiation de la croissance radiale. Il a été observé qu'une augmentation rapide des températures du sol et de l'air provoque l'initiation de la croissance radiale (Heinrichs et al., 2007; Jarvis et al., 2000). La saison de croissance sera donc devancée si les températures adéquates sont atteintes plus tôt au printemps. Il s'en suit un départ précoce de croissance radiale. L'arbre va donc pouvoir bénéficier plus longtemps de la saison douce pour croître et donc produire plus de xylème. (Hofgaard et al., 1999, Vaganov et al., 1999, Heinrichs et al., 2007).

La quantité de dioxyde de carbone capturée et la disponibilité des nutriments durant l'été vont en partie déterminer la croissance radiale de l'arbre (Jarvis et al., 2000). Cependant, à

l'automne ainsi qu'au tout début du printemps, l'humidité du sol semble plus importante que la température de l'air pour la production des cernes de croissance (Hofgaard et al., 1999). De plus, Hofgaard a montré que si la température de l'été précédent excédait la moyenne, il y a des répercussions négatives sur la croissance de l'été suivant. La variabilité des cernes de croissance des arbres est déterminée par la date de dégel au printemps, la température durant cette même saison de croissance, les précipitations ainsi que la date des premiers gels en automne (Jarvis et al., 2000).

### **L'analyse cellulaire**

L'analyse cellulaire apportera des informations au sujet du développement des cellules du bois durant toute la saison de croissance soit son début, la transition du bois initial au bois final ainsi que sur la fin de la lignification (Deslauriers, 2003). En effet, la formation du xylème secondaire est complexe. La formation des trachéides, pour chaque anneau de croissance, se fait selon plusieurs phases consécutives avant d'atteindre leur maturité. Le plus fort taux de division cellulaire est atteint deux à trois semaines après le début de la saison de croissance. Le nombre de cellules formées augmente graduellement jusqu'à atteindre un plateau vers le milieu de la saison de croissance. À la fin de la saison de croissance, le taux de formation des cellules décroît et les cellules nouvellement formées vont se lignifier i.e. les parois cellulaires vont s'épaissir (Deslauriers 2003).

Le cerne de croissance annuel est caractérisé par un passage entre deux types de cellules soit les cellules du bois initial et les cellules du bois final. Les deux facteurs principaux qui déterminent le nombre de cellules de chaque type ainsi que le nombre total de cellules formées sont la durée de la saison de croissance et la température de l'air. Plus la saison de croissance est longue, plus le nombre de cellules du bois initial sera élevé (Koubaa 2005).

Les cellules du bois initial sont les premières formées. Elles sont plus nombreuses et plus grosses et possèdent des parois plus minces. Vers le milieu de la saison de croissance, le taux de division cellulaire diminue. Les cellules alors formées sont celles du bois final. Elles sont plus petites, plus denses et possèdent des parois cellulaires plus épaisses (Beaulieu 2005; Deslauriers 2003; Morin 2003). Juin serait le mois le plus important car c'est dans ce mois que la croissance serait la plus forte (thèse Tremblay 2005; Sirois et al., 1999). De plus, pour les forêts situées dans des régions froides, la période de temps adéquate pour le développement du bois initial (mi-mai à la mi-juin) est plus courte. Une production rapide des cellules de bois assure à l'arbre un minimum de croissance radiale, car il ne faut oublier que la lignification doit être complète avant l'arrivée des gelées d'automne. C'est donc les conditions climatiques au début de la saison de croissance qui auront le plus d'impact sur la croissance radiale de l'épinette noire. Des températures plus froides et une diminution de la luminosité en fin de saison provoquent un arrêt de la croissance radiale (Deslauriers, 2003).

Plusieurs lacunes existent dans la description des phénomènes phénologiques de base et les caractéristiques anatomiques de l'épinette noire (Heinrichs et al., 2007; Deslauriers et al., 2003). Cette espèce est pourtant très répandue et est l'une des essences d'arbres principales que l'on retrouve dans les forêts boréales du nord du Québec. L'objectif principal de la recherche est d'obtenir un patron complet de la croissance intra-annuelle: débourrement des bourgeons, élongation de la tige et croissance radiale, mettant clairement en évidence l'influence de la température de l'air journalière sur la croissance suivie au jour le jour. Les hypothèses sont que le débourrement survient plus tard et les bourgeons prennent plus de temps à s'ouvrir en milieu humide qu'en milieu sec, car les conditions locales y sont plus fraîches. Les températures plus chaudes en milieu sec devraient favoriser une croissance plus rapide des nouvelles tiges et une croissance radiale plus forte. Enfin, les températures sous 5C° devraient ralentir, voire même stopper la croissance. De ce fait, le début de la croissance sera encore plus retardé sur les sites 1 à 3 (tourbière) que sur le site 4(forêt).

Le patron de croissance est construit sous le modèle de la somme des températures en degrés-jour. Ce patron de croissance peut servir à bien des niveaux. À ce jour, les détails de la croissance journalière ne sont pas connus. Ce patron pourra combler quelques unes de ces lacunes. Il va servir comme référence pour estimer l'avancement de la croissance de l'arbre dans le Haut Boréal évitant des déplacements inutiles et parfois onéreux pour les chercheurs. Les connaissances acquises en périphérie peuvent servir pour l'étude des changements climatiques car mieux comprendre la phénologie de l'arbre peut aider à anticiper les conséquences ces changements. En effet, en connaissant comment l'arbre réagit aux températures de l'air et autres facteurs climatiques il est possible de prévoir avec plus de précision comment des variations dans ces conditions climatiques vont influencer la phénologie.

## LES SITES À L'ÉTUDE



**Figure 1** Station SILA 1

Station localisée dans la partie la plus humide de la tourbière du site SILA de Radisson.. Le peuplement forestier y est plus dense qu'à la station SILA 2, (arbres espacés de 2 à 3 mètres). Les arbres ont une hauteur moyenne de 5 mètres. L'arbre à gauche de l'image a 5 branches sélectionnées pour le suivi du développement des bourgeons.



**Figure 2** Station SILA 2 :

Station localisée dans la partie la deuxième plus humide de la tourbière du site SILA de Radisson. Le peuplement y est beaucoup moins dense que sur les autres sites. (arbres espacés de 5 à 10 mètres). Les arbres y ont une hauteur moyenne de 2 à 5 mètres.



**Figure 3** Station SILA 3 :

Station localisée dans la partie la moins humide de la tourbière du site SILA de Radisson. Le peuplement forestier y est aussi dense qu'à la station SILA 1, (arbres espacés de 2 à 3 mètres). Les arbres ont une hauteur moyenne de 10 mètres. La tour météorologique y est présente au centre de l'image.



**Figure 4** Station SILA 4 :

Station site pessière à lichen le plus sec et le plus chaud du site SILA de Radisson. On y voit la tour météorologique au centre. Les arbres à l'étude sont plutôt isolés (ex. l'épinette derrière à gauche de la tour) mais le reste de la forêt présente des arbres très denses (5 au mètre carré).

## CHAPITRE I

### SITE EFFECTS ON INTRA-ANNUAL GROWTH OF BLACK SPRUCE IN A NORTHERN BOREAL FOREST

Cet article a été écrit par Julie Lemieux<sup>1</sup>  
et révisé par Frank Berninger<sup>1</sup> et Yves Bégin<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 888,  
Succursales centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3P8.

<sup>2</sup> Centre Eau, Terre et Environnement, Université Laval, Québec, Canada, G1V 0A6.

## 1. Résumé

La phénologie, soit l'apparition d'évènements périodiques (débourrement, fleuraison etc.) qui se répètent de façon cyclique à chaque année est déterminée par les variations saisonnières des différents facteurs environnementaux tels que la quantité de pluie tombée, la température de l'air et du sol. Mieux comprendre l'influence du climat sur la phénologie pourrait permettre de suivre la progression des changements climatiques et de mieux anticiper ses conséquences sur la forêt boréale. L'objectif principal de cette recherche est de mieux comprendre l'influence de la température journalière de l'air sur la phénologie de l'épinette noire. Pour ce faire, un patron de croissance intra annuelle en suivant le modèle des degrés-jour a été réalisé dans le haut boréal dans la région de Radisson, Baie James. Il met en relation la croissance primaire (bourgeons et élongation de la tige) et secondaire (croissance radiale) de l'épinette noire (*Picea mariana*). Les 4 sites choisis font partie du réseau d'observations permanent des changements climatiques et environnementaux Sila (climat en Inuktitut) installé par le centre d'études nordiques au Québec et au Nunavut. Il possède des tours météorologiques qui enregistrent les données climatiques durant toute l'année. Les quatre sites choisis montrent un gradient hydrique passant de la tourbière très humide (site Sila 1) à une pessière à lichen (site Sila 4). Les résultats montrent que la phénologie est contrôlée par la température de l'air. Un allongement de la saison de croissance induit par des températures plus chaudes (de l'ordre de 1C° à 3C°) sur le Sila 4 a entraîné un débourrement précoce, une élongation plus grande et une croissance radiale plus forte et plus longue. Le débourrement se produit au début juin à une somme de température de 148 dd et 185 dd au Sila 4 respectivement. L'élongation débute à une somme de température de 278 dd au Sila 1 et s'étend sur 27 jours. Pour le Sila 4, l'élongation débute à 303 dd et dure 32 jours. La croissance radiale commence environ trois jours après le débourrement. Elle débute à une somme de température de 185 dd au Sila 1 et 200 dd au Sila 4. Lors de journées pluvieuses, la croissance radiale est favorisée et la croissance des branches est ralentie. Au contraire, les journées chaudes et ensoleillées favorisent la croissance des tiges. Les périodes de froid (sous 5 C°) ralentissent, voir même arrêtent le débourrement, la croissance des tiges et la croissance radiale.

Mots clés: croissance intra annuelle, débourrement, croissance radiale, températures journalières, changements climatiques

## 2. Abstract

Phenology, budburst, stem extension and radial growth of black spruce have been studied for one full growing season near Radisson, James Bay. The sites are part of the Sila network, built by the Centre d'études Nordiques. It is a network of meteorological towers which record climatic data to follow climate changes. The sites present four distinctive edaphic gradients: three located in a peatland (Sila 1, 2 and 3) and one on a mineral soil (Sila 4). Site Sila 4 is warmer than the others. This research aims the presentation of a complete growth pattern for black spruces in relation to air temperature. The temperature sum appears to be one of the main drivers of tree growth. The development of buds, elongation and radial growth were considered faster on the mineral soil than on the peatland. At the beginning of the growing season, bud burst occurred in early June at a temperature sum of 148 dd and 185 dd on Sila 1 and 4 respectively and the extension growth was terminated in late July. The elongation starts at a temperature sum of 278 dd and 303 dd for the site Sila 1 and 4 respectively and lasts 27 and 32 days for the site Sila 1 and 4 respectively. The radial growth started at a temperature sum of 185dd and 200 dd for Sila 1 and 4 respectively. The radial growth started 3 days after the bud burst. There was a relatively high variation of development process within Sila 1 and 4 of the development since buds were at different stages. Those results show an augmentation of the growth in the boreal forest under the influence of a higher temperature suggesting that a temperature increase will induce a longer season growth, which will provoke growth of the trees without considering other factors (such as frost damage of buds).

Key words: intra annual growth, bud burst, elongation, radial growth, daily temperature, climate change.

### 3. Introduction

The main driver of phenology in the boreal zone is air temperature (Chuine et al., 1999; Kishchenko 2007; Hannerz 1999). The timing of the bud burst is mainly determined by air temperature. If spring is particularly warm, it can result in an early bud burst but, because of late frost might happen, it would be followed by frost injuries on the freshly open buds later in the season (Repo 2007; Kramer & Kozłowski 1979; Heikinheimo 1997; Chmielewski et al., 2001). Recent studies stipulated that bud bursts and tree phenology can also be delayed by a longer period of frozen soil, caused by a winter precipitation increase (Repo et al., 2007).

The number of needles is predetermined by the bud, and it has been attributed to the growth conditions of the previous summer (Kramer & Kozłowski 1979; Junttila 1986) which is related to the level of carbohydrates reserve in the bud. Low air temperature during the bud formation induces fewer needles, even though the temperature of the current year is particularly warm. Temperatures of the current growing season regulate the rate and duration of shoot expansion along with the rate and duration of radial growth (Kramer & Kozłowski 1979). The mean cell-wall thickness, late wood cell-wall thickness, and ratio of cell-wall to lumen diameter are all parameters of the tree-ring development which are also influenced by summer temperature (Wang et al., 2002, Heinrichs et al., 2007). Air temperature also influences the photosynthesis capacity of the tree (Mäkelä et al., 2004) and therefore, affects the growth by providing more or less carbohydrates as raw material for growth.

Trees' reactions to variations of environmental conditions are broad. Each species has a different timing for their phenological events, but every boreal and temperate tree reacts essentially to the same ecological triggers (Linkosalo 2000). Because the trees in the boreal forest are well adapted to their extreme weather conditions, (Repo et al., 2006) changes in their environment, induced by global warming, it will affect their physiology and the

phenology. In order to survive, they will have to adapt themselves their new environment (Chuine et al., 1999). Climate change affects community structures, productivity, composition and growth of the forest around the world (Lechowicz 2001; Hofgaard et al., 1999) and affects the vitality of forest ecosystems (Hofgaard et al., 1999). Since phenology is closely linked to climate, its understanding can help visualize and predict the impact of climate change (Lechowicz 2001). Changes in phenology can be used as an indicator of climate warming. The timing of growth events, in response to the progression of climate, can be predicted with an accuracy of 2 to 5 days (Lechowicz 2001).

It is known that there is a lack in the description of the basic phenology knowledge of the black spruce (Heinrichs et al., 2007, Deslauriers et al., 2003). In this paper, we are trying to answer some of this missing knowledge. We are studying the influence of daily air temperature on black spruce in the James Bay area in Northern Québec. The temperature sum (sumT) will be used to predict *in situ* growth and development of the tree. Bud bursts, followed by shoot elongation and the radial growth, are monitored during one growing season. Two different micro-climates are investigated: one colder on a peatland soil, and one warmer on a mineral soil. This study aims to present a complete growth above ground pattern for the black spruce in four contrasting sites, in the same neighbourhood, in relation with the air temperature. The second objective is to analyse the timing of the different phenology events and what control them.

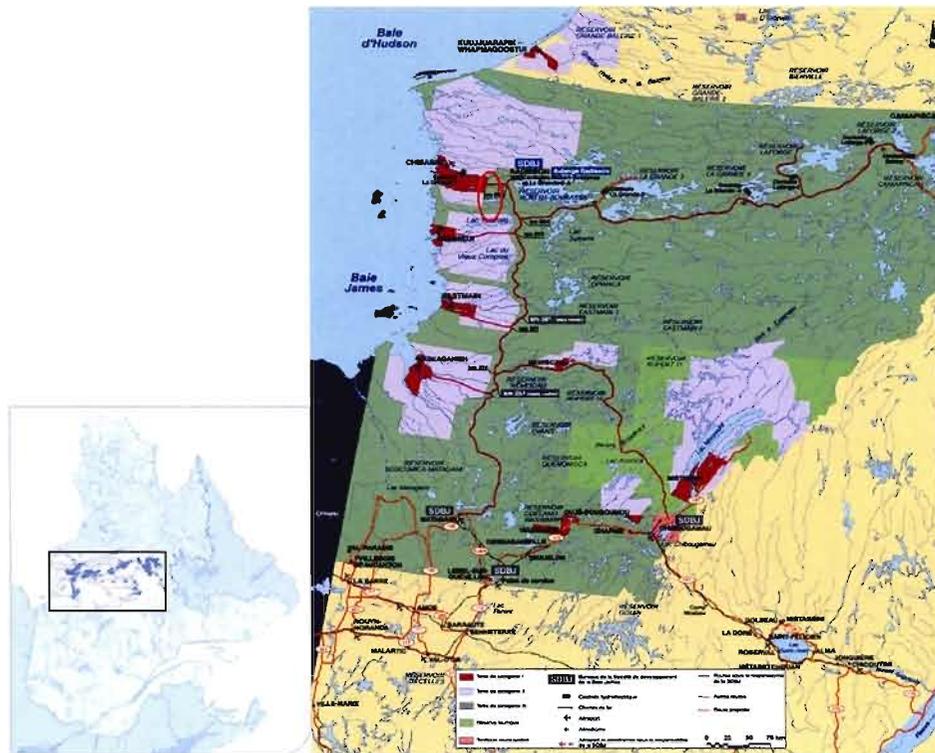
## **4. Material and Methods**

### **4.1. Location of the study sites and experiment setting**

The research was undertaken near the municipality of Radisson in the James Bay area, Northwestern Québec. Four sites named Sila 1 to 4 have been studied. They are part of a larger Sila (*Sila means climate in Inuktitut*) network among Québec, which is a northern

network of climate and environmental change observatories. Those four sites were selected because of the presence of four meteorological towers installed by Centre d'Études Nordiques. They are at 300 m distance each. On each site, five trees were equipped with dendrometers. Data was recorded every three hours. Sila sites 1 to 3 are located on an ombrotrophic peat bog and are distributed along a hydrological gradient. Sila 1 is the wettest and trees are 5 m high on average with a mean diameter of 9.04 cm. Sila 2 comes in second as the moistest site. There is only a couple of trees separated one from each other with an average height of 3 m. The mean diameter of the trees is 5.07 cm. Site Sila 3 is less humid in this peat bog sites with an average height of 10 m and a mean diameter of 8.41cm. Sila 4 is located in the forest near the peat bog. Trees are in average 5 m high and the stand is semi-closed. Jack pine is also present in this site. The mean tree diameter is 5.74 cm. Data logger were installed on each site to record climatic data. The air temperature was registered all year long at intervals of 3 hours. After an initial analysis, using an ANOVA, of the climatic data, a systematic difference in the mean air temperature between sites is shown. Sila 4 was warmer than the other sites whereas the temperatures between the other sites are not statistically different. Nitrogen and carbon content of foliage was analysed for each site. Chemical analysis showed no difference in the foliage content of carbon, nitrogen and the ratio between the carbon and nitrogen.

Here a geographic carte of Québec showing Baie-James. Radisson is circle in red.



#### 4.2. Tree-growth measurement

To analyse data, we use temperature sum (degree day) model. Environmental factors ( $E_{(t)}$ ) collected over the summer are represented by time series of air temperature in relation to the rate of development at this instant ( $t$ ). This give us the equation:  $R_{(t)} = f(E_{(t)})$  where  $R_{(t)}$  is the rate of development in function of an environmental factor (Hänninen et Kramer 2007). The degree day is calculated with a threshold of  $+5^{\circ}\text{C}$  e.i. daily mean temperature above  $+5^{\circ}\text{C}$ , summed during the growing season (Hänninen et Kramer 2007; Wang 1960). The degree day model does not make the difference between day and night temperatures. The temperature sum model is commonly use in ecology, agriculture, forestry and hydrology (Solantie 2004).

On each site, five trees were equipped with a dendrometer which measures the size of tree stems. Those one consists of a thin metal band with a caliper scale: that instrument allows precise measurement of the stem circumference by measuring the variation during the day and the complete circadian cycle. From the trees equipped with a dendrometer, five branches were selected at DBH to follow the development of bud burst and shoot elongation. The stages of the bud burst were measured using the classes of Numainville and Desponts (2004) based on 7 stages. Stage 0 corresponds to buds completely closed and stage 6 completely open, when the branch is about to start elongation.

**Tableau 1.1** Stages of the bud development according to Numainville and Desponts (2004)

Stage 0	Bud completely closed
Stage 1	An opening is visible, the bud starts to get longer
Stage 2	The diameter of the bud is not longer than the diameter of the outer scales.
Stage 3	The bud is swollen. Impossible to see the leaves throughout the scales.
Stage 4	The leaves are visible through the inside of the scales.
Stage 5	The inside scales are breaking through, allowing the leaves to be seen
Stage 6	Scales abscission. Needles are starting to diverge from the branch.

The mechanism is irreversible, meaning that the buds cannot regress from one stage to the previous one. The measurements were taken every two days. Starting at stage 6, the elongation was measured with a calliper every two days. A sewing needle was planted into the branch xylem as a starting point for the measurements.

The microcores were collected using a bone marrow biopsy needle every week on the south face of the tree to count the number of cells layers developing at different stage of the growing season. The microcores were then preserved in a solution, consisting of 50% of water diluted in alcohol and kept at 4°C. Thereafter, the microcores were bedded in paraffin and cut with a blade microtome (Deslauriers 2003).

### 4.3. Statistics

In the analysis, we assumed that the temperature sum (sumT) is the main driver of bud breaks in the boreal forest. The sumT was calculated using a threshold of +5°C. The data collected was put in relation to air temperature. Logistic regressions were done on the bud burst data.

On the results of those logistic regressions, analysis of variance (Anova) was used to test if there is a difference between the four sites.

The multinomial logistic regression was used for the first time to find the probability of a bud being at a specific stage given at a certain sumT. It was used since the dependent variable was measured on an ordinal scale.

The non-linear Gompertz equation (Rossi et al., 2003) is a type of mathematical model that is widely used for a time series, where growth is slowest at the start and end of a time period. It is characterized by the differential equation

$$y = a * \exp(-1 * \exp(b * (c - \text{sumT})))$$

Where: a represents max growth (here elongation and radial)

b the growth rate

c the temperature sum at the max growth rate

along with the initial condition.

To compare the parameter of the Gompertz function, an ANOVA was done between the four sites.

## 5. Results

Throughout the analysis, we did not find any statistical difference between sites 1 to 3. All the ANOVA showed the sites Sila 1 to 3 were the same. Only Sila 4 was reacting differently.

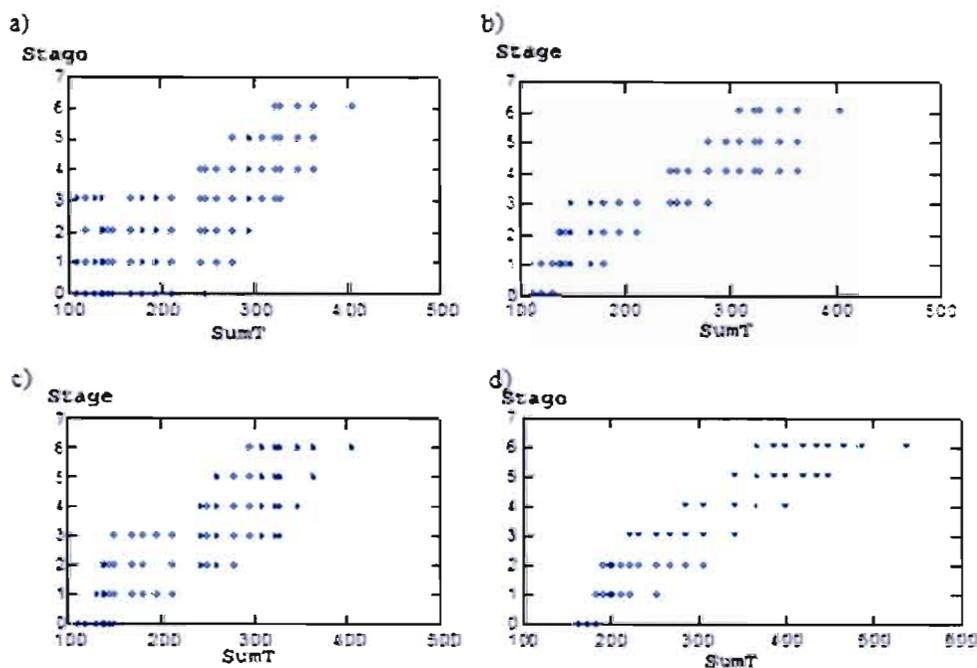
Therefore, for most analysis, only the results for sites 1 and 4 will be presented. Date and temperature sum that mark the start and the end of growth events were defined when 90% of all branches had reached the following stage.

### **5.1. The temperature in all sites**

Sila 4 is warmer than the other three sites. At the beginning of the growing season – early May – the sumT for Sila 4 was 4 dd higher than on the site Sila 1. By the end of the growing season, Sila 4 accumulated 370 dd more than Sila 1.

### **5.2. The bud break**

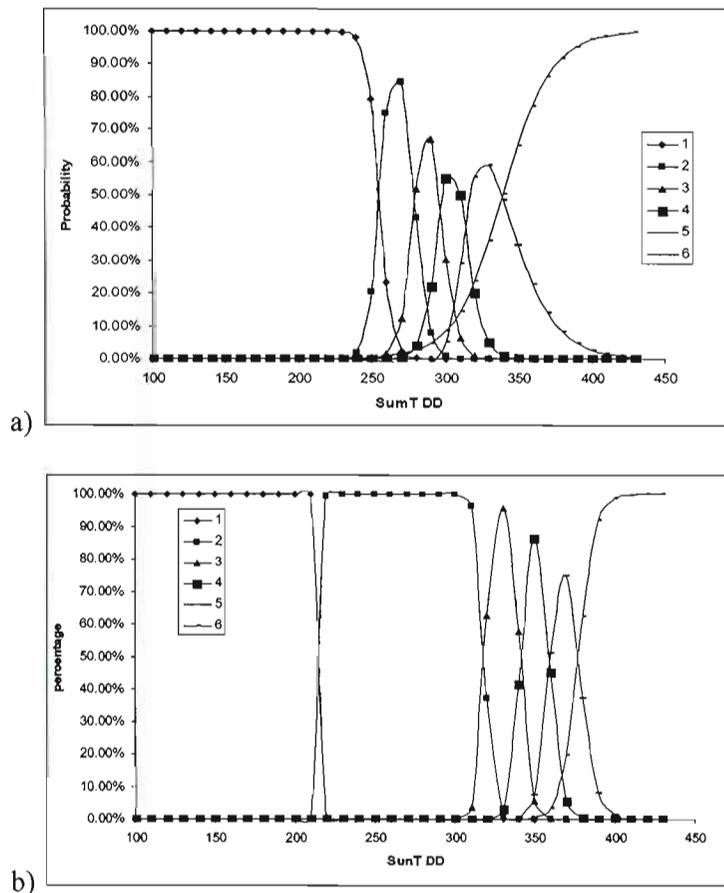
For all sites, p-value is less than 0.05 and odds ratios are high, showing that the sumT correlates to bud development. Figure 1.1 shows the progression of the bud burst. At site Sila 1, the buds are going from the stage 0 to a stage where they are barely open at a sumT of 136 Degrees Day (dd) by the end of May. It takes a minimum of 346 dd in the middle of June for the buds to reach stage 6. At site Sila 4, the buds had evolved more rapidly through the stages, only because spent more time at stages 1 and 2. Stage 1 is reached at a sumT around 182 dd. They reached half of their development (stages 3 to 4) at a sumT equal to 300 dd. At a sumT of 435 dd they were at stage 6.



**Figure 5** Progression of the bud burst from stage 0 to 6 in relation with the degrees day (dd) for Sila 1 (a), Sila 2 (b), Sila 3 (c) and Sila 4 (d) starting middle May (dd = 100) to the end of June (dd = 400) 2006

The model of the prediction success table shows that the predictive capability of the model is good. In the Sila 1, in 43.1% of all the cases, the model can predict the stages of the buds. In the Sila 2, in 60.1% of all the cases the model can predict the stages of the buds. In the Sila 3, in 43.9% of all the cases the model can predict the stages of the buds. Finally, for the Sila 4, 66.5% of all the cases the model can predict the stages of the buds. It is possible to predict with a good accuracy at which stage the buds are at a given sumT. On Sila 1, the probability to find the bud at stage 0 is a 100% until a temperature reach a sumT of 210 dd. The probability to find the bud at stage 1 increases along with the decrease of the probability to find the bud at stage 0 (fig. 1.1;1.2). This is occurring at about 240 dd. There is a 84% chance to find the bud at stage 1 at a sumT of 270 dd. There is a 66% chance to find the bud at stage 3 with a sumT of 290 dd. The probability for bud to be at stage 4 at a sumT of 300 dd is 55%. The probability for the bud to be at stage 5 at a sumT of 330 dd is 59%. In Sila 4, until a

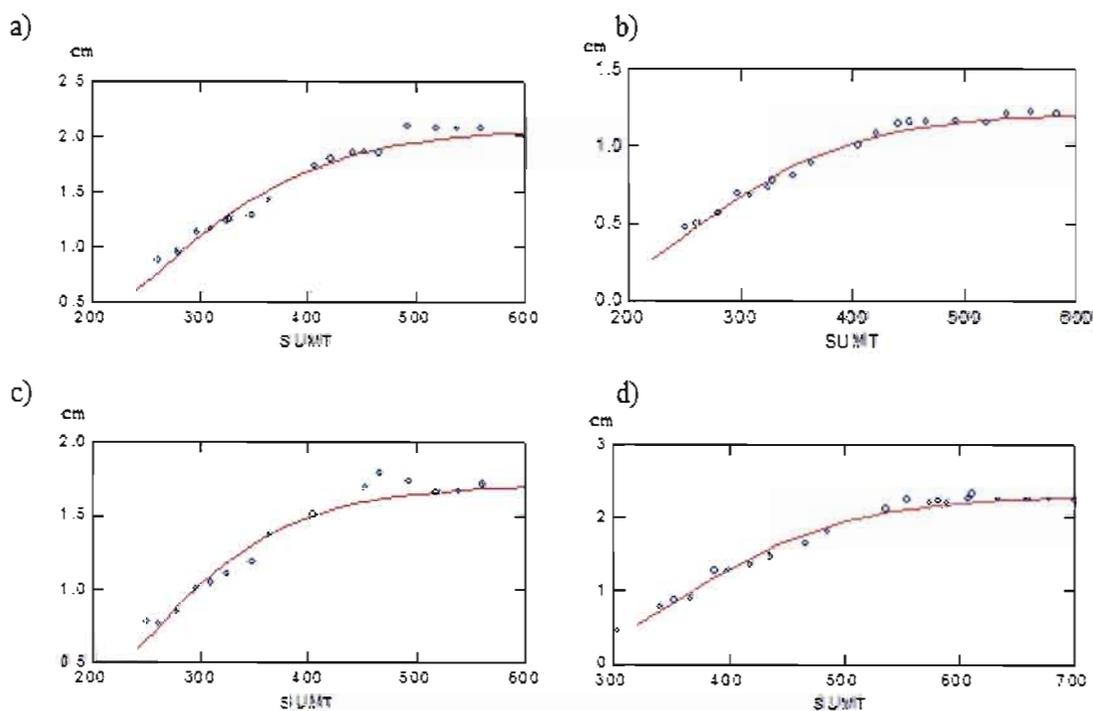
sumT of 200 dd is reached, there is a 100% chance to find the bud at stage 0. There is a window from 200 dd and 230 dd to find the bud at stage 1. The probability for the bud to be at stage 2 at a sumT from 230 dd to 290 dd is 100%. The probability for the bud to be at stage 3 is 95% at a sumT of 330 dd. At a sumT of 350 dd, the probability for the bud to be at stage 4 is 86%. Finally, at a sumT of 370 dd and more, the probability for the bud to be at stage 6 is 100%. The buds are going from stage 0 to 1 at a sumT higher on Sila 4 than on Sila 1. On Sila 4, the buds are spending more time at the stage 2 and 3 but after stage 3, they progress faster from one stage to the other on Sila 4 than on Sila 1.



**Figure 6** Graphics for the site Sila 1 a) and 4 b) showing the probability ( in %) to see the bud's stage at a precise SumT

### 5.3. Elongation of the shoots

In all the sites, the shoot growth seems to follow the Gompertz function, (figure 1.3) which means that the temperature is responsible for the elongation. At Sila 1, 2 and 3, the elongation is starting at 210 dd compared to 300 dd in Sila 4. The elongation stabilized at 400 dd in Sila 1 compared to 500 dd in Sila 4. The end of the growing season for the shoots is the same in all the sites. The elongation stops in the beginning of August for all the sites regardless of the sumT. The growth is more important in Sila 4 with a higher sumT.

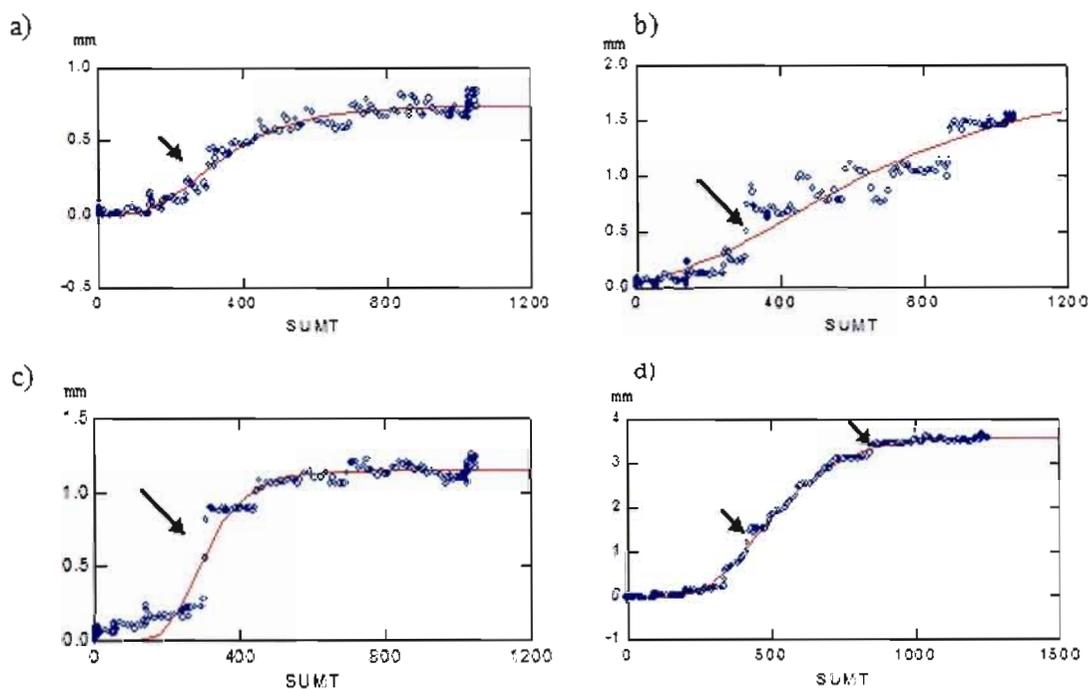


**Figure 7** Graphic of the Gompertz function fit for the elongation on Sila1 a) Sila 2 b), Sila3 c) and Sila4, d). Axe x is the sumT (dd) from the end of June to the end of august 2006. Axe y is the elongation in centimeters.

Even though ANOVA is not significant for parameters A and B, the elongation tended to be more important on Sila 4 than on the other sites. Parameter C presents a significant difference between site 4 and the three other sites, which means that the temperature at which the higher growth rate is achieved is higher on the site Sila 4 than on the three other sites.

#### **5.4. Dendrometers**

Data from the dendrometers was analysed from April 1st to October 10, 2006. For all the sites and trees, the Gompertz function is working relatively well, meaning that data is following the predicted results of the Gompertz function. Figure 1.4 shows the results of the analysis and the data observed (dots) and the data predicted by the model (line, Gompertz) agree (high  $R^2$  around 0.973). Sila 4 presents a higher radial growth than the three other sites.

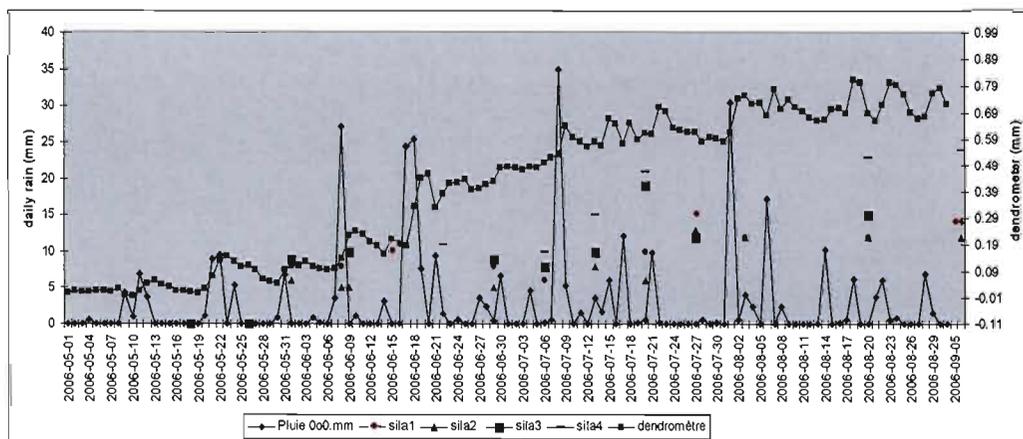


**Figure 8** Gompertz functions for sites Sila1 a) Sila2 b), Sila3 and Sila4. The data of the dendrometer is plotted with the sumT (in degree day dd) from April 1<sup>st</sup> to October 10<sup>th</sup>, 2006. The arrows are pointing the steps observed in the radial growth.

The ANOVA shows the max growth for Sila 4 is higher, 3.625 mm, than on Sila 1 0.740 mm. In parallel, the sumT at which the growth rate is achieved is higher on Sila 4, 444 dd, than on Sila 1, 284 dd. The sumT at the beginning of the growing season is 3.52 dd higher on the site Sila4 than the site Sila1. By the end of the growing season, the sumT is higher by 370 dd on Sila 4 than on Sila 1. The growth lasts for 71 days on Sila 4 compared to 40 days on Sila 1.

The radial growth tends to follow the Gompertz function, like on figure 1.5. By looking more closely at the graphic, it is possible to see that the radial growth also occurs in steps. This means that another factor controls radial growth. Figure 1.5 shows the radial growth from May to August in relation with the daily amount of rain in mm for the same period according to Environment Canada. All the steps in the radial growth are concordant with a rain

episode. Even though the results for new cells formation are not very conclusive; it is possible to see that the peaks, previously seen in the growth, tended to arrive at the same moment as new cells were formed. Both the new cells formation and the steps in the growth arrive shortly after an episode of rain with more than 10 mm.



**Figure 9** Relation between the radial growth, the episode of rain and the number of cell form for each site Sila from May 1 to August 31 2006

## **6. Discussion**

Here, the logistic model predicted well the development of the buds as a function of the temperature sum. This means that with the air temperature of a region, it is possible to predict with a good accuracy the stage of development that the buds achieve according a sumT. For example, if we simulate a bud scenario development in which air temperature is higher (like global warming), it would be possible to know approximately what the development of the buds would be under the new sumT.

### **6.1. Differences between sites**

Temperatures are naturally higher on Sila 4 than on Sila 1. That induces a longer suitable growth condition on Sila 4. Higher temperature on Sila 4 also induces the timing of phenology to occur earlier on Sila 4 than on Sila 1. The sumT necessary for the different phenology event is achieved earlier in the season. Those results agree with the literature, temperature is a main driver of growth for the boreal forest (Kirilyanov et al., 2002; Knorre et al., 2005). As mentioned before, chemical analyses showed no difference between the four sites. The growth variation between sites is not due to a difference in the nitrogen concentration.

### **6.2. Overlapping of the phenological events**

We observed an overlap in the events of the growth, meaning that the beginning of one event is overlapping the end of the previous one. Once the stage 6 is achieved, the elongation start, but, in the same tree, not all buds reach stage 6 at the same time, the elongation for each tree branch will start 1 to 3 days later. The start of each event (bud break, elongation and radial growth), is different for each tree and site. SumT is higher on Sila 4, allowing the phenological event to start before those on site Sila 1. The radial growth starts after the bud

bursts before elongation. The radial growth needs the sugar produced by photosynthesis to start. So as soon as the buds are open, the radial growth starts.

### **6.3. Bud Burst**

The bud burst is responding to the sumT from the beginning and through the growth of the branch. A certain threshold should be achieved for the bud to open and this threshold arrived earlier on Sila 4. But, it took the same time for the bud to reach stage 6 in all of the sites. Expected results were that bud burst (bud passing from stage 0 to 1) would happen at the same sumT in all sites but earlier on site 4 and the duration of the bud burst would be shorter in the site 4 than on the other sites. The results proved to be different. The bud burst took about the same time in all Sila with the exception that buds spent more time at stage 1 and 2 on Sila 4. At beginning of June, on Sila 1, bud burst hadn't started yet or the buds were barely open and on Sila 4 buds had already achieved Stage 1 or 2. At the same time, temperatures in all sites are going down and stayed around 5°C. The chilling condition reduced the rate of development of the buds that is why the buds are spending more time at the stage 1 and 2 and stated later on Sila 1. The temperature will have the same impact at the beginning and the duration of the bud burst in all sites. When the temperature goes down, the bud burst is momentarily stopped until the temperature rise again. There is advantage for the buds to break out earlier. For example, the tree can accumulate and store more carbohydrates. In spring, the photosynthates are stored in the needle and the roots and will be released in the tree for the growth of the shoot and the roots. (Ludovici et al., 2002; Ericsson & Persson 1980 ref. Repo et al., 2004). By spending more time in the bud burst phase, more carbohydrates can be store for the future growth.

Some buds didn't grow during the summer. This could be explained by frost injury or it could be an adaptation to the cold. A tree in a northern environment doesn't have a lot of time or

good condition to growth. A tree may keep some buds from bursting to avoid more frost damage or spend less energy for the growth.

#### **6.4. Shoot elongation**

Results shows that shoot elongation is mainly driven by the air temperature. Those results agree with previous literature (Junttila 1986, Repo et al., 2004, Bronson et al., 2008). Within all the sites, all trees show the same growth. All branches started their shoot elongation at the same time (+/- 1 day) and have the same elongation. In Sila 1 the cold temperature affect shoot elongation by making it start 5 days later (June 15) than on Sila 4 (June 10). Adding to this, at the end of the shoot elongation, the trees present less growth than Sila 4. There is trend in the results showing more growth for Sila 4. The warmer temperature on Sila 4 induce at least 1cm more of elongation than on Sila 1. Air temperature doesn't affect the growth rate. But more growth is observed on Sila 4. On Sila 4, temperature is higher and warmer longer than on Sila1. Trees have more time to allow for shoot elongation. That is why we can see more growth on Sila 4. Temperature will allow more growth through time and not directly by affecting the growth rate. Max growth rate will be achieved at a higher sumT on Sila 4 than Sila 1.

#### **6.5. Radial Growth**

Within a site, all the trees started their radial growth at the same time. Also within a site, all trees have the same expanded in radial growth. The difference observed in radial growth is between all the four sites. In an environment where the temperature is the limiting factor, the temperature needs to achieve a certain threshold and the thawing of the soil after snow melt must have begun in order for the radial growth to start (Kirilyanov et al., 2002; Vaganov et al., 1999). In this research it is possible to observe this phenomenon, indeed, sumT is suitable for the growth to begin earlier on Sila 4 than on Sila 1. The radial growth starts on June first

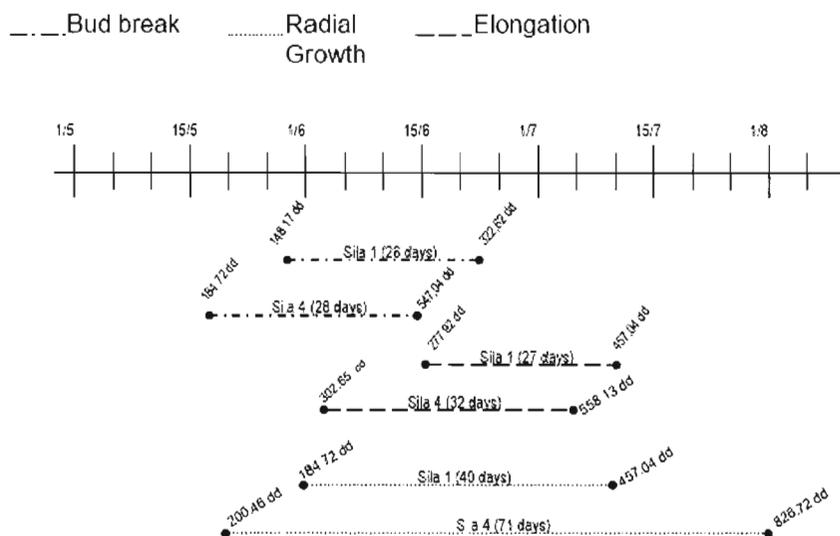
on Sila 1 and on May 21<sup>st</sup> for Sila 4, which is 12 days earlier than the start on the site Sila 1. Those results tally with the results of Heinrichs et al., (2007). In Sila 1, with its lower temperature, trees stop their radial growth 31 days before the trees in Sila 4. The growth rate is the same for all Sila but the max growth rate is achieved at a higher sumT in Sila 4 than Sila 1. The growth is also bigger on Sila 4 than Sila 1. If the trees grow at the same rate, in order for the trees to be able to grow bigger, they need more time. The higher temperature on Sila 4 allows them to grow longer in time making their radial growth bigger. The temperature affects the length of the growing season more than the rate of growth.

The mean radial growth on the site 1 is 0.74 mm and it is 3.63 mm in Sila 4. Those results are the same as Morin what (Morin et al., 2007) found. According to Morin et al., the stem growth rate in this region is very slow making the trees in this region very small even though they are old (200 years). Research shows a divergence problem in northern forests eg. loss of climate sensitivity for tree growth. It is also described as a shift in the physiology of the response of the tree growth (D'Arrigo et al., 2007; Vaganov et al., 1999). Other studies show a relation between precipitation and the annual and inter annual radial growth (Deslauriers 2003; Dang & Lieffers. 1989; Hofgaard 1999). In this study, this divergence is shown by the step in the radial growth that appears in the graphic of the Gompertz equation. It is possible to observe big steps in the data where the data peaks and does not return as low as it was, meaning that they are steps in the growth. Those steps are correlated with the rain episode during the growing season like Deslauriers found. Even though the precipitation seems to be responsible for the peaks in the growth, the sumT still influences the amount of growth.

The results of this research show that the bud burst starts before the radial growth. There is still a contradiction in the literature about whether bud burst needs or doesn't need a thawing of the soil after snow melts to start (Repo et al., 2004 and 2007). We were not able here to answer this question but one thing is sure, bud burst has to start before the radial growth in order for the photosynthesis to begin allowing radial growth to start. However, lignification of the cells seems to start when shoot elongation stops.

## 7. Conclusion

It is possible to predict at which stage the bud is at a given sumT. The elongation and the radial growth follow the Gompertz function and are driven mainly by the sumT. The radial growth is not continuous. It shows steps in the growth and those steps are concordant with a rain episode. Every time it rains, the stem increases and then stays at the same size until the next rain falls. Because of that, the radial growth is harder to predict according only to the sumT. The phenology of the trees can be predicted with good accuracy knowing the sumT. During a sunny day, the trees favour shoot growth and during a period of rain, shoot growth slows down and radial growth (increase in diameter) is favoured. For all the growth procedures, the warmer temperatures accelerate the growth rate. It is very important for future study to keep looking at the concordance in the phenology event. Here we have an overlook of the timing of all those events and what triggers them. But more detail study should be done in order to bring more information to a domain that is still yet to be known.



**Figure 10** The beginning and ending of the bud burst, the elongation and the radial growth from May first 2006 (1/5) to August first 2006 (1/8) for the site Sila 1 and 4 with the sumT in degrees day (dd) for each of the beginning and ending

## 8. Acknowledgements

Funding for this research was by NSERC, Hydro Québec and the International Polar Year. Thank you to my director, Frank Berninger, for his knowledge and patience. Thank you to my co-director, Yves Bégin for his ideas and time. Thank you to Hubert Morin, Yves Bergeron, Christian Messier, Martin Lechowicz the reviewers who made very useful comments on the manuscript. We thank Amélie Lemieux, freelance translator, McGill University for the English review, Sanna Susiluoto for the help on the field and Lihong Zhai for her knowledge in the laboratory. Thank you also to Anna Ciszek and Annie Savoie, field assistant during this research.

## 9. References

- Bronson, P., Gower, S.T., Tanner, M. and Van Herk, I. 2008. Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Global Change Biology*. 15:1534-1543
- Chmielewski, F.M. and Rötzer, T. 2001. Response of the tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*. 108:101-112
- Chuine, I. and Cour, P. 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist*. 143: 339-349
- D'Arrigo, R., Willson, R., Liepert, B. and Cherubini, P. 2007. On the "Divergence Problem" in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. *Global and Planetary Change*. 60: 289-305
- Dang, Q.L. and Lieffers, V.J. 1989. Climate and annual ring growth of black spruce in some Alberta peatlands. *Canadian Journal of Botany*. 67:1885-1889
- Deslauriers, A. 2003. Dynamique de la croissance radiale et influence météorologique quotidienne chez le sapin baumier (*Abies Balsamea*) (L.) mill.) en forêt boréale, thèse présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi

- Deslauriers, A., Morin, H. and Bégin Y. 2003. Cellular phenology of annual ring formation of *ABIES BALSAMEA* in the Québec Boreal Forest (Canada). Canadian journal of forest research. 33 : 190-200
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati C. and Carrer, M. 2003. Daily weather response of Balsam Fir (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL.) stem radius increment from dendrometer analysis in the Boreal Forests of Québec (Canada). Trees: Structure and Function. 17: 477-484
- Deslauriers, A., Morin, H. and Rossi, S. 2004. Dynamics of Radial Growth and daily weather response of (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL.) stem in the Boreal Forests of Québec (Canada). Trees- structure and function. 17: 477-484
- Ericsson, A. and Persson, H. 1980. Seasonal changes in starch reserves and growth of fine roots of 20-years-old Scots pines. In: Persson T (ed) Structure and function of Northern Coniferous Forests-an Ecosystem Study. Ecol. Bull (Stockholm). 32: 239-250
- Grace, J., Berninger F. and Nagy, L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. Annals of Botany. 90: 537-544
- Hannerz, M. 1999. Evaluation of temperature models for predicting bud burst in Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research. 29: 9-19
- Hänninen, H and Kramer, K., 2007. A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions. Silva Fennica. 41:167–205
- Heikinheimo, M. and Lappalainen, H. 1997. Dependence of the flower bud burst of some plant taxa in Finland on effective temperature sum: implication for climate warming. Annales Botanici Fennici. 34: 229-243
- Heinrichs, D.K, Tardif, J. and Bergeron, Y. 2007. Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada. Canadian Journal of Botany. 85 : 518-525
- Heller, R., Esnault, R. et Lance, C. 1990. Physiologie végétale. vol. 2 Le développement, 4e édition, Masson, Paris

- Hofgaard, A., Tardif, J. and Bergeron Y. 1999. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal Forest Research*. 29: 1333-1346
- Junttila, O. 1986. Effects of temperature on shoot growth in the northern provenances of *Pinus sylvestris* L. *Tree physiology*. 1:185-192
- Kramer P.J., Kozlowski, T. 1979. *Physiology of woody plants* editor: San Diego, California, Toronto, Academic Press
- Kirdyanov, A., Hugues, M., Vaganov, E., Schweingruber, F. and Silkin, P. 2002. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees*. 17:61-69
- Kishchenko, I.T. and Vantenkova, I.V. 2007. Effects of environmental factors on the seasonal growth of *Picea abies* L. (Karst.) in Northern Karelia. *Russian Journal of Ecology*. 38: 111-116
- Knorre, A.A., Kirdyanov, V. A. and Vaganov, A. E. 2006. Climatic induce interannual variability in aboveground production in forest-tundra and northern taiga of central Siberia. *Oecologia*. 147: 86-95
- Körner, C. 1998. A re-assessment of the high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*. 115: 445-459
- Lechowicz, M.J. 2001. Phenology. In the *Encyclopedia of Global Environmental Change*, Volume 2. The Earth System: Biological and ecological dimensions of global environmental change. Wiley, London.
- Linkosalo, T. 2000. Mutual regularity of spring phenology of some boreal tree species: predicting with other species and phenological models. *Canadian Journal of Forest Research*. 30:667-673
- Ludovici, K.H., Allen, H.L., Albaugh, T.J. and Dougherty, P.M. 2002. The influence of nutrient and water availability on carbohydrate storage in loblolly pine. *Forest Ecology Management*. 159: 261-270

- Mäkelä, A., Petti, H., Berninger, F., Hänninen, H. and Nikinmaa, E. 2004. Acclimation of photosynthetic capacity in Scots pine to the annual cycle of temperature. *Tree Physiology*. 24: 369-376
- Morin, H., Krause, C., Levasseur, V., Dufour, B., Turcotte, A., Thibeault-Martel, M., Tremblay, M.J. and Matboueriahi, M. 2007. La dynamique et la croissance des pessières nordiques : de l'analyse cellulaire à la dynamique des populations, Université du Québec à Chicoutimi
- Numainville, G. and Desponts, M. 2004. Stade de débourrement des bourgeons foliaires de l'Épinette noire, Guide numéro 7, Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs Direction de la recherche forestière
- Payette, S. 1999. Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag. *Ecology*. 88: 770-780
- Solantie, R. 2004. Daytime temperature sum: a new thermal variable describing growing season characteristics and explaining evapotranspiration. *Boreal Environment Research*. 9: 319-333
- Repo, T., Leinonen, I., Ryyppo, A. and Finér, L. 2004. The effect of soil temperature on the bud phenology, chlorophyll fluorescence, carbohydrate content and cold hardiness of Norway spruce seedlings. *Physiologia Plantarum*. 121: 93-100
- Repo, T., Leinonen, I., Wang, K. and Hänninen, H. 2006. Relation between photosynthetic capacity and cold hardiness in Scots pine. *Physiologia Plantarum*. 126: 224-231
- Repo, T., Sutinen, S., Nöjd, P. and Mäkinen, H. 2007. Implications of delayed soil thawing on trees: A case study of a *Picea abies* stand. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 22: 118-127
- Rossi, S., Deslauriers, A. and Morin, H. 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia*. 21: 33-39
- Schweingruber, F.H. *Trees and wood in dendrochronology*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg 1993.

- Vaganov, E. A., Hugues, M.K., Kirilyanov, V.A., Schweingruber, H.F. and Silkin, P.P. 1999. Influence of snow melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature* 400: 149-151
- Wang, L., Payette, Y. and Bégin, Y. 2002. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 32: 477-486
- Wang, J.Y. 1960. Critique of the Heat Unit Approach to Plant Response Studies. *Ecology* 41: 785-790

## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif premier de cette étude était d'analyser la phénologie de l'épinette noire durant une saison de croissance afin de mieux connaître la contribution du facteur température de l'air sur la croissance et la phénologie de cet arbre. Nous savons que la phénologie de l'arbre est sous le contrôle de la température qui affecte le début de la saison de croissance, sa durée, la résistance au gel des bourgeons, l'intensité de la croissance, la capacité photosynthétique, la compétition entre les espèces ainsi que plusieurs autres facteurs. Cependant, suivre l'évolution journalière de la phénologie et de la croissance en fonction de la température de l'air au jour le jour va apporter plus de précision sur le contrôle par la température du développement de l'épinette noire. En comprenant mieux le lien entre la phénologie et la température de l'air, il est possible de mieux anticiper l'impact que les changements climatiques auront sur la forêt du haut boréal québécois.

Le lien entre la température de l'air et la phénologie a été mis en évidence en étudiant toutes les étapes de la croissance de l'épinette noire soit le débourrement de bourgeons, l'élongation de la tige et la croissance radiale puis en les mettant en relation avec la somme de température en degrés jour. Un patron de croissance intra-annuelle pour chacun de ces paramètres de croissance a été réalisé afin de mieux comparer chaque étape de la croissance i.e. débourrement, élongation et radiale.

Nous avons opté pour la méthode de classement en sept stades de Numainville et Desponts (Numainville et Desponts 2004) pour suivre le débourrement des bourgeons. Ces stades étaient clairs, justifiés et faciles à établir. Par la suite l'élongation de la tige a été mesurée. Des dendromètres, préalablement installés sur les quatre sites, mesurent le cycle circadien de l'épinette noire tout au long de l'année, ainsi que la croissance radiale annuelle. Seulement, pour cette recherche, seules les données de mai à octobre ont été considérées. Pour compléter les données fournies par les dendromètres, des microcarottes ont été prélevées pour faire des

analyses cellulaires. Seulement, la coupe des microcarottes s'est avéré incomplète. Pour cette raison on a gardé l'analyse des cellules purement qualitative.

1) Les résultats obtenus durant cette recherche montrent une forte corrélation entre la température de l'air et la phénologie. Le Sila 4 situé en pessière à épinette noire présente une somme de température plus élevée que les Sila 1 à 3 en tourbière. Le seuil de température nécessaire au début du débourrement et de la croissance radiale est atteint plutôt sur le Sila 4 ce qui a provoqué le débourrement des bourgeons hâtifs sur ce Sila.

Une période froide (environ 5°C) durant quelques jours a provoqué l'arrêt du débourrement sur le Sila 4 et a retardé le départ sur les autres sites. Après analyse, on peut conclure que la température de l'air influence le débourrement des bourgeons soit en provoquant un débourrement précoce et en contrôlant le passage d'un stade à l'autre. Ce faisant, l'arbre réduit les chances de perdre ses bourgeons par le gel pouvant survenir durant les premiers jours de débourrement.

2) L'élongation maximale est plus grande sur le Sila 4 que sur les autres Sila et l'élongation y dure plus longtemps. Cependant, le taux de croissance est le même sur tous les Sila. La température influence donc l'élongation de la tige en allongeant la saison de croissance et non en augmentant le taux croissance.

3) La croissance radiale de l'arbre débute plus tôt et se termine plus tard sur le Sila 4. De plus, la croissance est plus grande sur ce Sila. La croissance sur le Sila 1 se termine 31 jours plus tôt sur le Sila 1 que sur le Sila 4. Les températures plus froides y inhibent la croissance plus tôt. Le taux de croissance est le même sur tous les sites cependant, la croissance est plus forte sur le Sila 4. Encore ici, la température joue sur la croissance en allongeant la saison de croissance plutôt qu'en augmentant le taux de division cellulaire.

4) Durant les journées chaudes et ensoleillées, l'épinette semble privilégier sa croissance des tiges au détriment de sa croissance radiale. Le contraire est aussi vrai, durant les journées pluvieuses, l'épinette noire va privilégier sa croissance radiale. L'arbre est donc capable d'optimiser sa croissance en divisant ses efforts en fonction de la température de l'air.

5) La saison de croissance en région nordique est de courte durée. Les températures estivales tournent autour de 15°C à 20°C. Cependant, si elles sont plus chaudes que 10 °C, il y a croissance. Le Sila 4 avec ses températures plus chaudes présente le même taux de croissance que les autres Sila. Ceci implique que les températures plus chaudes qui prévalent au Sila 4 ne vont pas influencer le taux de croissance des arbres mais va changer la durée de la croissance leur permettant de croître plus longtemps et plus grand.

6) Il est vrai que les conditions de croissance en tourbière et en forêt sont différentes. Toutefois l'analyse chimique des tiges a montré que la concentration d'azote est la même dans les aiguilles de tous les sites. La disponibilité des nutriments n'est pas un facteur à considérer dans la différence de croissance observée entre les sites.

7) Advenant une augmentation des températures sur les trois autres sites tourbières suite aux changements climatiques, on peut s'attendre à deux phénomènes. Premièrement, la somme de température nécessaire au début du débourrement et au début de la croissance radiale serait atteinte plus tôt au printemps. La reprise de la croissance se produirait donc plus tôt. Deuxièmement, la saison se prolongerait plus tard en août permettant aux arbres de pousser plus longtemps. S'en suit donc une augmentation de la croissance due à une augmentation de la durée de la saison de croissance.

Cette étude ne prétend pas pouvoir prédire quelle sera la croissance exacte et précise de l'épinette noire ni avec exactitude le stade du débourrement à une somme de température donnée. Cependant, elle donne une excellente estimation du déroulement des événements de

donnée. Cependant, elle donne une excellente estimation du déroulement des événements de la croissance et de l'avancement de la croissance. On peut donc s'y référer pour estimer où les épinettes noires sont rendues dans leur développement en connaissant la somme de température pour cette région.

## BIBLIOGRAPHIE

- Andalo, C. 2005. The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Québec. *Forest Ecology and Management*. 205 :169-182
- Bernier, Y.P. 2004. Les changements climatiques et les forêts du Québec. Ressources naturelles Canada, Services canadien des forêts
- Bourque, A. et G. Simonet. « Québec », dans *Vivre avec les changements climatiques au Canada : édition 2007*, D.S. Lemmen, F.J. Warren, J. Lacroix et E. Bush (éditeur) Gouvernement du Canada., Ottawa (Ontario). 2008
- Chmielewski, F.M. and Rötzer, T. 2001. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*. 108: 101-112
- Chuine, I. and Cour, P. 1999. Climatic determinant of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist* 143: 339-349
- Deslauriers, A. 2003. Dynamique de la croissance radiale et influence météorologique quotidienne chez le sapin baumier (*Abies Balsamea* ) (L.) mill.) en forêt boréale, thèse présenté à l'université du Québec à Chicoutimi
- Deslauriers, A., Morin, H. and Bégin Y. 2003. Cellular phenology of annual ring formation of *ABIES BALSAMEA* in the Québec Boreal Forest (Canada). *Canadian Journal of forest research*. 33 : 190-200
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati C. and Carrer, M. 2003. Daily weather response of Balsam Fir (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL.) stem radius increment from dendrometer analysis in the Boreal Forests of Québec (Canada). *Trees: Structure and Function*. 17: 477-484
- Deslauriers, A., Morin, H. and Rossi, S. 2004. Dynamics of Radial Growth and daily weather response of (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL.) stem in the Boreal Forests of Québec (Canada). *Trees- Structure and Function*. 17: 477-484
- Gaumont-Guay, D., Margolis, H.A., Bigras, F.J. and Raulier, F. 2003. Characterizing the frost sensitivity of black spruce photosynthesis during cold acclimation, *Tree Physiology*. 23: 301-311

- Grace, J., Berninger, F. and Nagy, L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*. 90: 537-544
- Hannerz, M. 1999. Evaluation of temperature models for predicting bud burst in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 9-19
- Heinrichs, D.K, Tardif, J. and Bergeron, Y. 2007. Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada. *Canadian Journal of Botanic*. 85 : 518-525
- Hofgaard, A., Tardif, J. and Bergeron, Y. 1999. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 1333-1346.
- Jarvis, P. and Linder, S. 2000. Constraints to growth of boreal forests, brief communications, *Nature*. 405: 904-905
- Kolari, P., Lappalainen, H.K., Hänninen, H. and Hari, P. 2007. Relation between temperature and seasonal course of photosynthesis in Scots pine at northern timberline and in southern boreal zone. *Tellus*. 59B: 542-552
- Koubaa, A., Isabel, N., Shu yin Z., Beaulieu, J. et Bousquet, J. 2005. Transition from juvenile to mature wood in black spruce (*PICEA MARIANA* (MILL.) B.S.P.). *Wood and Fiber Science*. 37 : 445-455
- Kramer, K., Leinonen, I. and Loustau, D. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*. 44: 6775
- Körner, C. 1998. A re-assessment of the high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*. 115: 445-459
- Lechowicz, M.J. 2001. Phenology. In the *Encyclopedia of Global Environmental Change*, Volume 2. The Earth System: biological and ecological dimensions of global environmental change. Wiley, London.

- Linkosalo, T. 2000. Mutual regularity of spring phenology of some boreal tree species: predicting with other species and phenological model. *Canadian Journal Forest Research*. 30: 667-673
- Mäkelä, A., Petti, H., Berninger, F., Hänninen, H. and Nikinmaa, E. 2004. Acclimation of photosynthetic capacity in Scots pine to the annual cycle of temperature. *Tree Physiology*. 24: 369-376
- Morin, H., Krause, C., levasseur, V., Dufour, B., Turcotte A., Thibeault-Martel M., Tremblay M-J., Matboueriahi M. 2007. La dynamique de la croissance des pessières nordiques : de l'analyse cellulaire à la dynamique des populations, Université du Québec à Chicoutimi
- Numainville, G. and Desponts, M. 2004. Stade de débourrement des bourgeons foliaires de l'Épinette noire, Guide numéro, Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles de la Faune et des Parcs Direction de la recherche forestière
- Pukacki, P.M. and Przyby, K. 2005. Frost Injury as a Possible Inciting Factor in Bud and Shoot Necroses of *Fraxinus excelsior* L. *Journal of Phytopathology*. 153: 512-516
- Pietarinen, I. et al.,, 1982, Assimilation model for daily growth of shoots, needles, and stem diameter in Scots Pine Trees. *Forest Science*. 28 : 573-582
- Raven H. P., Evert F. R, et Eichhorn E. S. 2000. *Biologie Végétale*, De Boeck Université, Bruxelles, Paris
- Repo, T., Sutinen, S., Nöjd, P. and Mäkinen, H. 2007. Implications of delayed soil thawing on trees: A case study of a *Picea abies* stand. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22: 118-127
- Sirois, L., Bégin, Y. et Parent, J. 1999. Female gametophyte and embryo development of black spruce along a shore-hinterland climatic gradient of a recently created reservoir, northern Quebec. *Canadian Journal Botanic*. 77:61-69
- Strand, M., Lundmark, T., Söderbergh, I. and Mellander, P.E. 2002. Impacts of seasonal air and soil temperatures on photosynthesis in Scots pine trees. *Tree Physiology*. 22: 839-847

- Tremblay, M. 2005. La croissance de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) en milieux tourbeux, Jamésie, Québec nordique, Thèse présenté à la faculté des études supérieur de l'université Laval, faculté de foresterie et géomatique
- Warren, J.F. 2004. Impacts et adaptation liés aux changements climatiques; perspective canadienne, Publication gouvernementale du Canada

## ANNEXE 1

### DÉBOURREMENT DES BOURGEONS : RÉSULTATS DES RÉGRESSIONS LOGISTIQUES

**Tableau A.** Prediction success table for the site Sila 1. Variables are the stage of the buds break in relation with the sumT during May to June 2006.

Choice	1	2	3	4	Total
1	23.009	10.244	23.426	3.12	60.000
2	25.396	45.566	24.950	7.058	104.000
3	9.540	27.547	26.310	16.743	83.000
4	2.054	7.260	18.807	38.312	84.000
5	0.001	0.197	2.536	16.084	65.000
6	0.000	0.004	0.147	2.429	45.000
7	0.000	0.000	0.007	0.251	55.000
<b>Pred. Tot.</b>	60.000	104.000	83.000	84.000	496.000
<b>Correct</b>	<b>0.383</b>	<b>0.438</b>	<b>0.317</b>	<b>0.456</b>	
<b>Success Ind.</b>	0.263	0.228	0.150	0.287	
<b>Tot. Correct</b>	0.431				

<b>Actual Predicted Choice</b>		<b>Actual</b>		
<b>Choice</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>Total</b>
<b>1</b>	0.192	0.007	0.000	60.000
<b>2</b>	0.930	0.098	0.002	104.000
<b>3</b>	2.520	0.325	0.014	83.000
<b>4</b>	14.261	2.867	0.440	84.000
<b>5</b>	26.588	14.172	5.422	65.000
<b>6</b>	15.384	15.867	11.168	45.000
<b>7</b>	5.124	11.663	37.955	55.000
<b>Pred. Tot.</b>	65.000	45.000	55.000	496.000
<b>Correct</b>	<b>0.409</b>	<b>0.353</b>	<b>0.690</b>	
<b>Success Ind.</b>	0.278	0.262	0.579	
<b>Tot. Correct</b>	0.431			

**Tableau B.** Logistic regression model: prediction success table for the site Sila 2

Actual

Choice	1	2	3	4	Total
1	24.441	2.370	0.184	0.005	27.000
2	2.541	45.215	16.132	2.112	66.000
3	0.018	17.013	17.331	9.592	44.000
4	0.000	1.402	10.323	31.641	52.000
5	0.000	0.000	0.031	8.573	61.000
6	0.000	0.000	0.000	0.074	32.000
7	0.000	0.000	0.000	0.005	41.000
<b>Pred. Tot.</b>	27.000	66.000	44.000		323.000

<b>Correct</b>	<b>0.905</b>	<b>0.685</b>	<b>0.394</b>	<b>0.608</b>
<b>Success Ind.</b>	0.822	0.481	0.258	0.447
<b>Tot. Correct</b>	0.601			

Actual Predicted Choice

Actual

Choice	5	6	7	Total
1	0.000	0.000	0.000	27.000
2	0.001	0.000	0.000	66.000
3	0.046	0.000	0.000	44.000
4	8.340	0.272	0.023	52.000
5	38.642	9.295	4.460	61.000
6	9.426	11.405	11.095	32.000
7	4.545	11.028	25.422	41.000
<b>Pred. Tot.</b>	61.000	32.000	41.000	323.000

<b>Correct</b>	<b>0.633</b>	<b>0.356</b>	<b>0.620</b>
<b>Success Ind.</b>	0.445	0.257	0.493
<b>Tot. Correct</b>	0.601		

**Tableau C.** Logistic regression model: prediction success table for the site Sila 3

<b>Choice</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>Total</b>
<b>1</b>	20.515	5.955	2.927	0.587	30.000
<b>2</b>	7.009	19.562	13.924	5.015	46.000
<b>3</b>	2.442	15.021	11.924	7.415	41.000
<b>4</b>	0.034	5.111	9.151	9.096	33.000
<b>5</b>	0.000	0.300	2.379	7.141	29.000
<b>6</b>	0.000	0.048	0.592	2.653	15.000
<b>7</b>	0.000	0.003	0.103	1.095	44.000
<b>Pred. Tot.</b>	30.000	46.000	41.000	33.000	238.000

<b>Correct</b>	<b>0.684</b>	<b>0.425</b>	<b>0.291</b>	<b>0.276</b>
<b>Success Ind</b>	0.558	0.232	0.119	0.137
<b>Tot. Correct</b>	0.439			

Actual Predicted Choice Actual

Choice	5	6	7	Total
1	0.015	0.001	0.000	30.000
2	0.429	0.061	0.000	46.000
3	3.117	0.951	0.130	41.000
4	5.376	2.240	1.993	33.000
5	9.041	4.336	5.803	29.000
6	4.923	2.549	4.236	15.000
7	6.099	4.862	31.838	44.000
<b>Pred. Tot.</b>	29.000	15.000	44.000	238.000

<b>Correct</b>	<b>0.312</b>	<b>0.170</b>	<b>0.724</b>
<b>Success Ind.</b>	0.190	0.107	0.539
<b>Tot. Correct</b>	0.439		

**Tableau D.** Model prediction success table for the site Sila 4

<b>Choice</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>Total</b>
<b>1</b>	36.882	3.392	0.706	0.020	41.000
<b>2</b>	4.118	29.840	18.871	3.149	56.000
<b>3</b>	0.000	20.959	28.385	12.542	63.000
<b>4</b>	0.000	1.807	14.591	29.876	55.000
<b>5</b>	0.000	0.002	0.445	9.141	41.000
<b>6</b>	0.000	0.000	0.002	0.266	40.000
<b>7</b>	0.000	0.000	0.000	0.007	107.000
<b>Pred. Tot.</b>	41.000	56.000	63.000	55.000	403.000

<b>Correct</b>	<b>0.900</b>	<b>0.533</b>	<b>0.451</b>	<b>0.543</b>
<b>Success Ind.</b>	0.798	0.394	0.294	0.407
<b>Tot. Correct</b>	0.665			

Actual Predicted Choice

Actual

Choice	5	6	7	Total
1	0.000	0.000	0.000	41.000
2	0.022	0.000	0.000	56.000
3	1.114	0.001	0.000	63.000
4	8.340	0.382	0.004	55.000
5	26.245	4.588	0.579	41.000
6	4.803	22.627	12.303	40.000
7	0.477	12.402	94.114	107.000
<b>Pred. Tot.</b>	41.000	40.000	107.000	403.000

<b>Correct</b>	<b>0.640</b>	<b>0.566</b>	<b>0.880</b>
<b>Success Ind</b>	0.538	0.466	0.614
<b>Tot. Correct</b>	0.665		

## ANNEXE 2

### ÉLONGATION DE LA TIGE: PARAMÈTRES DE L'ÉQUATION DE GOMPERTZ

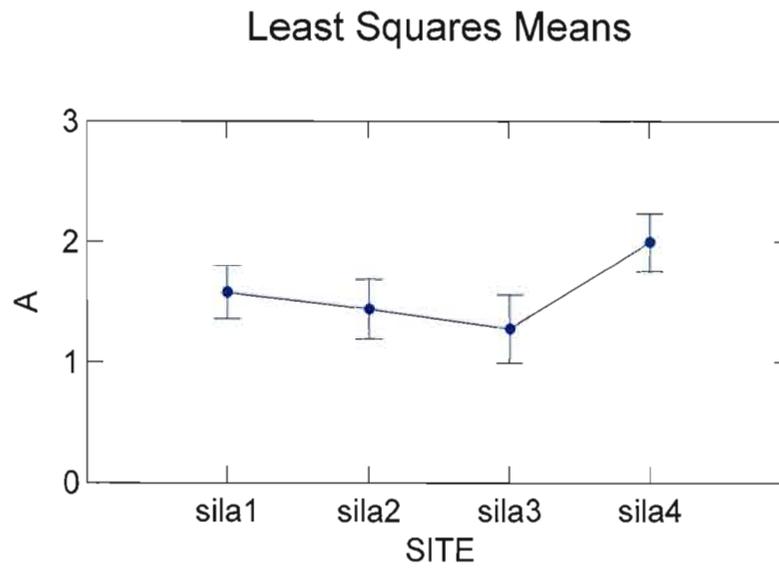
**Tableau E.** Analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

Dep Var: A N: 16 Multiple R: 0.518 Squared multiple R: 0.268

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square
SITES	1.039	3	0.346
Error	2.834	12	0.236

F-ratio	P
1.466	0.273



**Figure A** Anova pour le paramètre A (élongation maximale) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

**Tableau F.** Résultats pour l'Anova du paramètre A (élongation maximale) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences

Durbin-Watson D Statistic 2.269

First Order Autocorrelation -0.156

COL/ROW SITES					
	1	2	3	4	
1	0.000				
2	-0.137	0.000			
3	-0.298	-0.161	0.000		
4	0.419	0.555	0.717	0.000	

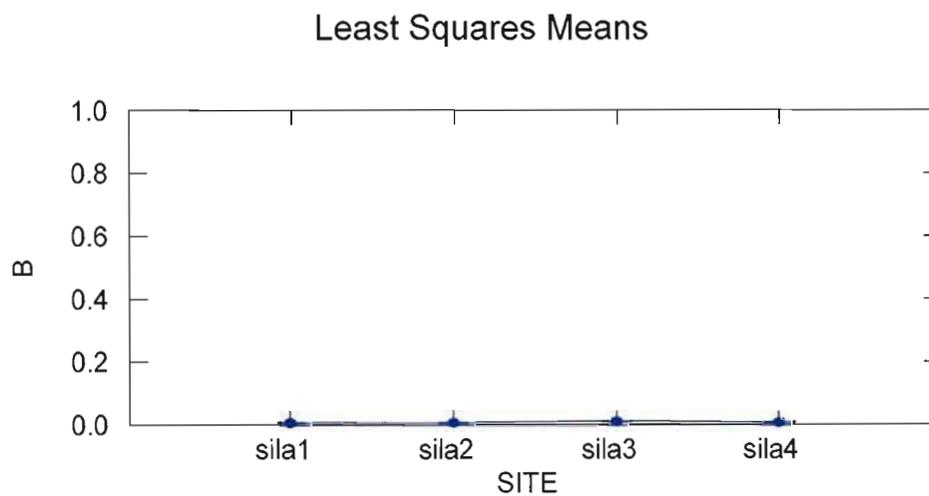
**Tableau G.** Analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

Dep Var: B N: 16 Multiple R: 0.378 Squared multiple R: 0.143

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square
SITES	0.000	3	0.000
Error	0.000	12	0.000

F-ratio	P
0.666	0.589



**Figure B** Anova pour le paramètre B (Taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

**Tableau H.** Résultats pour l'Anova du paramètre B (Taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences

Durbin-Watson D Statistic      3.185

First Order Autocorrelation      -0.614

<b>COL/ROW SITES</b>				
	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
<b>1</b>	<b>silal</b>			
<b>2</b>	<b>silal2</b>			
<b>3</b>	<b>silal3</b>			
<b>4</b>	<b>silal4</b>			
	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
<b>1</b>	0.000			
<b>2</b>	0.000	0.000		
<b>3</b>	0.004	0.004	0.000	
<b>4</b>	0.000	0.000	-0.004	0.000

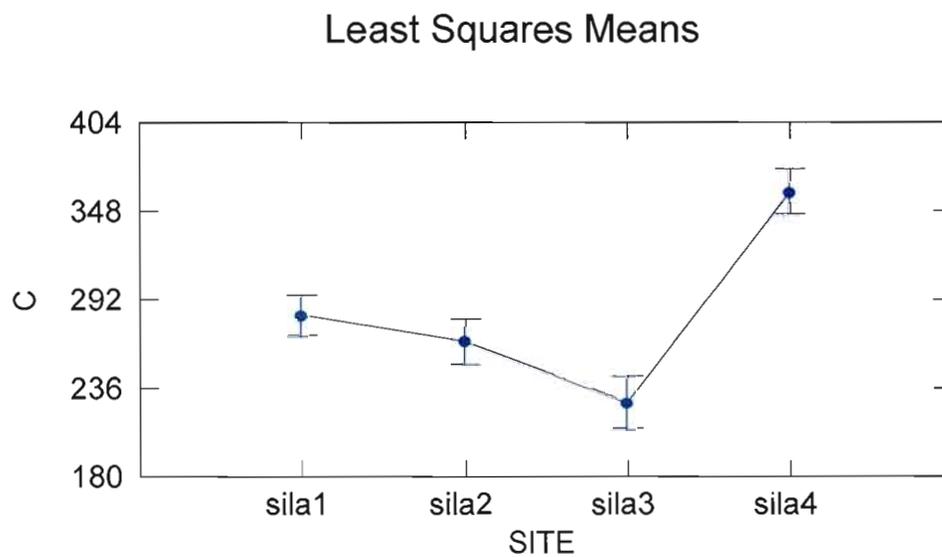
**Tableau I.** Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Analyse de Variance

Dep Var: C N: 16 Multiple R: 0.883 Squared multiple R: 0.779

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square
SITES	34135.959	3	11378.653
Error	9694.791	12	807.899

F-ratio	P
14.084	0.000



**Figure C** Graphique de l'Anova pour le paramètre C (Température où le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

**Tableau J.** Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences

COL/ROW SITES					
		1	2	3	4
1	sila1				
2	sila2				
3	sila3				
4	sila4				
		1	2	3	4
1		0.000			
2		-16.896	0.000		
3		-54.845	-37.950	0.000	
4		78.056	94.952	132.902	0.000

### ANNEXE 3

#### DENDROLOGIE, ANOVA DES PARAMÈTRES DE LA FONCTION DE GOMPERTZ

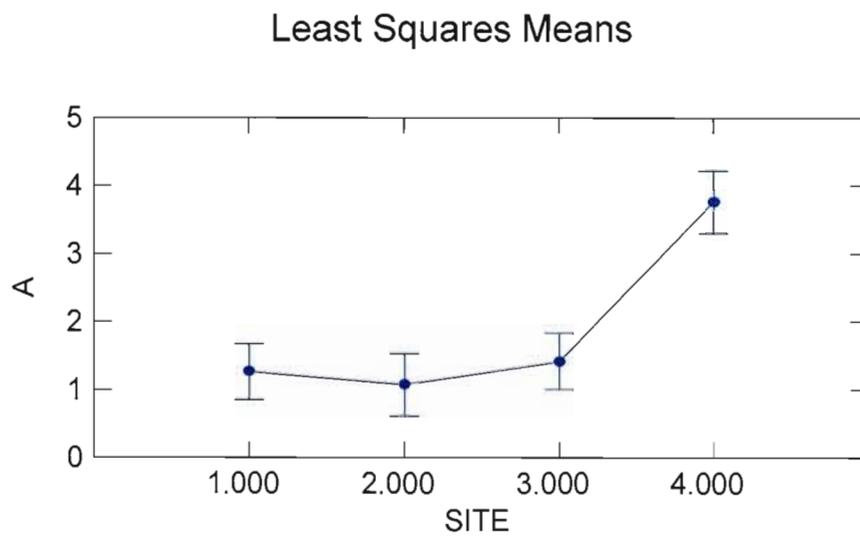
**Tableau K.** Tableau 1 : Analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

Dep Var: A N: 18 Multiple R: 0.790 Squared multiple R: 0.624

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square
SITES	19.639	3	6.546
Error	11.850	14	0.846

F-ratio	P
7.734	0.003



**Figure D** Graphique de l'analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenu suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

**Tableau L.** Analyse de la variance pour le paramètre A (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences

COL/ROW SITES					
1	1.000				
2	2.000				
3	3.000				
4	4.000				
		1	2	3	4
1	0.000				
2	-0.192	0.000			
3	0.146	0.339	0.000		
4	2.493	2.686	2.347	0.000	

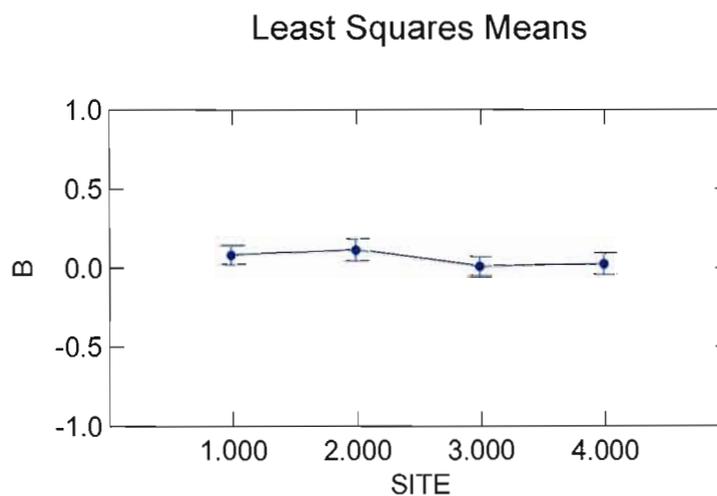
**Tableau M.** Analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

Dep Var: B N: 18 Multiple R: 0.330 Squared multiple R: 0.109

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square
SITE\$	0.031	3	0.010
Error	0.257	14	0.018

F-ratio	P
0.572	0.643



**Figure E** Graphique de l'analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

**Tableau N.** Analyse de la variance pour le paramètre B (taux de croissance) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences

COL/ ROW SITES	
1	1.000
2	2.000
3	3.000
4	4.000

	1	2	3	4
1	0.000			
2	0.033	0.000		
3	-0.072	-0.105	0.000	
4	-0.056	-0.089	0.016	0.000

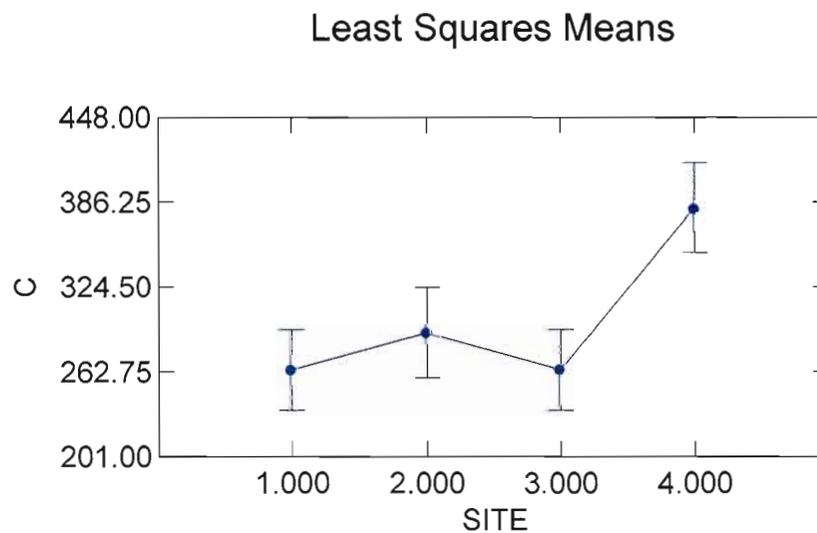
**Tableau O.** Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Analyse de Variance

Dep Var: C N: 18 Multiple R: 0.632 Squared multiple R: 0.400

Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square
SITES	39823.828	3	13274.609
Error	59727.881	14	4266.277

F-ratio	P
3.112	0.060



**Figure F** Graphique de l'Anova pour le paramètre C (Température où le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz

**Tableau P.** Résultats pour l'Anova du paramètre C (Température à laquelle le taux de croissance max est atteint) obtenue suite à l'analyse par la fonction de Gompertz : Matrix of pairwise mean differences

COL/ROW SITES					
1	1.000				
2	2.000				
3	3.000				
4	4.000				
		1	2	3	4
1		0.000			
2		26.880	0.000		
3		0.090	-26.790	0.000	
4		117.890	91.010	117.800	0.000

## ANNEXE 4

### DATES CORRESPONDANTES À LA SOMME DE TEMPÉRATURE

Date	SumT Sila1	sumT Sila 4	Date	SumT Sila1	sumT Sila 4
1 avril 2006	0	0	1 juillet 2006	381	517
2 avril 2006	0	2	2 juillet 2006	394	529
3 avril 2006	0	4	3 juillet 2006	405	540
4 avril 2006	0	7	4 juillet 2006	413	549
5 avril 2006	0	7	5 juillet 2006	421	558
6 avril 2006	0	7	6 juillet 2006	430	568
7 avril 2006	0	7	7 juillet 2006	441	579
8 avril 2006	0	7	8 juillet 2006	445	587
9 avril 2006	0	7	9 juillet 2006	451	594
10 avril 2006	0	7	10 juillet 2006	457	603
11 avril 2006	0	11	11 juillet 2006	465	612
12 avril 2006	0	11	12 juillet 2006	477	624
13 avril 2006	0	11	13 juillet 2006	492	637
14 avril 2006	0	12	14 juillet 2006	505	651
15 avril 2006	0	14	15 juillet 2006	518	663

<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>	<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>
16 avril 2006	0	17	16 juillet 2006	528	673
17 avril 2006	1	21	17 juillet 2006	537	682
18 avril 2006	1	25	18 juillet 2006	550	694
19 avril 2006	1	27	19 juillet 2006	559	705
20 avril 2006	2	32	20 juillet 2006	564	711
21 avril 2006	4	37	21 juillet 2006	572	720
22 avril 2006	9	44	22 juillet 2006	582	730
23 avril 2006	9	46	23 juillet 2006	595	742
24 avril 2006	9	46	24 juillet 2006	610	756
25 avril 2006	9	46	25 juillet 2006	624	769
26 avril 2006	9	46	26 juillet 2006	639	783
27 avril 2006	9	46	27 juillet 2006	654	797
28 avril 2006	13	52	28 juillet 2006	661	806
29 avril 2006	20	60	29 juillet 2006	669	815
30 avril 2006	30	71	30 juillet 2006	681	827
1 mai 2006	40	81	31 juillet 2006	692	838
2 mai 2006	50	91	1 août 2006	700	847
3 mai 2006	54	98	2 août 2006	708	856

<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>	<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>
4 mai 2006	54	98	3 août 2006	715	865
5 mai 2006	54	98	4 août 2006	722	873
6 mai 2006	54	98	5 août 2006	730	881
7 mai 2006	54	98	6 août 2006	739	892
8 mai 2006	54	99	7 août 2006	746	899
9 mai 2006	61	107	8 août 2006	753	909
10 mai 2006	61	109	9 août 2006	759	917
11 mai 2006	69	117	10 août 2006	765	925
12 mai 2006	80	129	11 août 2006	773	933
13 mai 2006	93	140	12 août 2006	783	943
14 mai 2006	104	152	13 août 2006	794	954
15 mai 2006	111	161	14 août 2006	804	965
16 mai 2006	119	170	15 août 2006	813	973
17 mai 2006	130	181	16 août 2006	824	983
18 mai 2006	137	190	17 août 2006	835	994
19 mai 2006	140	197	18 août 2006	842	1003
20 mai 2006	140	199	19 août 2006	852	1013
21 mai 2006	140	200	20 août 2006	863	1023

<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>	<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>
22 mai 2006	140	204	21 août 2006	866	1029
23 mai 2006	143	210	22 août 2006	870	1035
24 mai 2006	144	216	23 août 2006	874	1041
25 mai 2006	144	220	24 août 2006	878	1048
26 mai 2006	144	223	25 août 2006	887	1056
27 mai 2006	148	230	26 août 2006	895	1065
28 mai 2006	155	238	27 août 2006	904	1074
29 mai 2006	167	250	28 août 2006	908	1081
30 mai 2006	177	260	29 août 2006	913	1088
31 mai 2006	180	267	30 août 2006	920	1096
1 juin 2006	185	274	31 août 2006	931	1106
2 juin 2006	194	284	1 septembre 2006	944	1118
3 juin 2006	204	295	2 septembre 2006	956	1130
4 juin 2006	211	303	3 septembre 2006	966	1141
5 juin 2006	221	313	4 septembre 2006	969	1147
6 juin 2006	236	327	5 septembre 2006	973	1152
7 juin 2006	243	337	6 septembre 2006	979	1159
8 juin 2006	243	339	7 septembre 2006	981	1164

<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>	<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>
9 juin 2006	243	342	8 septembre 2006	982	1167
10 juin 2006	249	350	9 septembre 2006	984	1171
11 juin 2006	255	359	10 septembre 2006	991	1178
12 juin 2006	260	366	11 septembre 2006	1000	1186
13 juin 2006	266	373	12 septembre 2006	1010	1194
14 juin 2006	278	385	13 septembre 2006	1015	1200
15 juin 2006	292	398	14 septembre 2006	1020	1207
16 juin 2006	295	404	15 septembre 2006	1022	1211
17 juin 2006	301	411	16 septembre 2006	1022	1215
18 juin 2006	305	417	17 septembre 2006	1025	1219
19 juin 2006	308	423	18 septembre 2006	1028	1224
20 juin 2006	320	434	19 septembre 2006	1028	1227
21 juin 2006	323	440	20 septembre 2006	1028	1230
22 juin 2006	325	445	21 septembre 2006	1028	1233
23 juin 2006	328	451	22 septembre 2006	1028	1236
24 juin 2006	333	458	23 septembre 2006	1028	1239
25 juin 2006	346	470	24 septembre 2006	1030	1243
26 juin 2006	355	480	25 septembre 2006	1030	1246

<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>	<b>Date</b>	<b>SumT Sila1</b>	<b>sumT Sila 4</b>
27 juin 2006	363	490	26 septembre 2006	1030	1250
28 juin 2006	364	494	27 septembre 2006	1030	1251
29 juin 2006	364	498	28 septembre 2006	1030	1252
30 juin 2006	371	506	29 septembre 2006	1030	1254
			30 septembre 2006	1033	1254